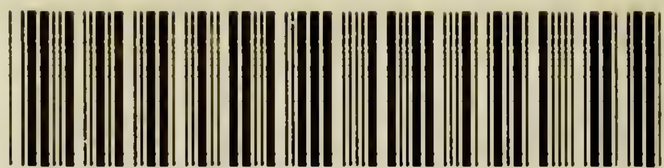

22102363857

KEIMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

ERSTER THEIL DER ANTHROPOGENIE

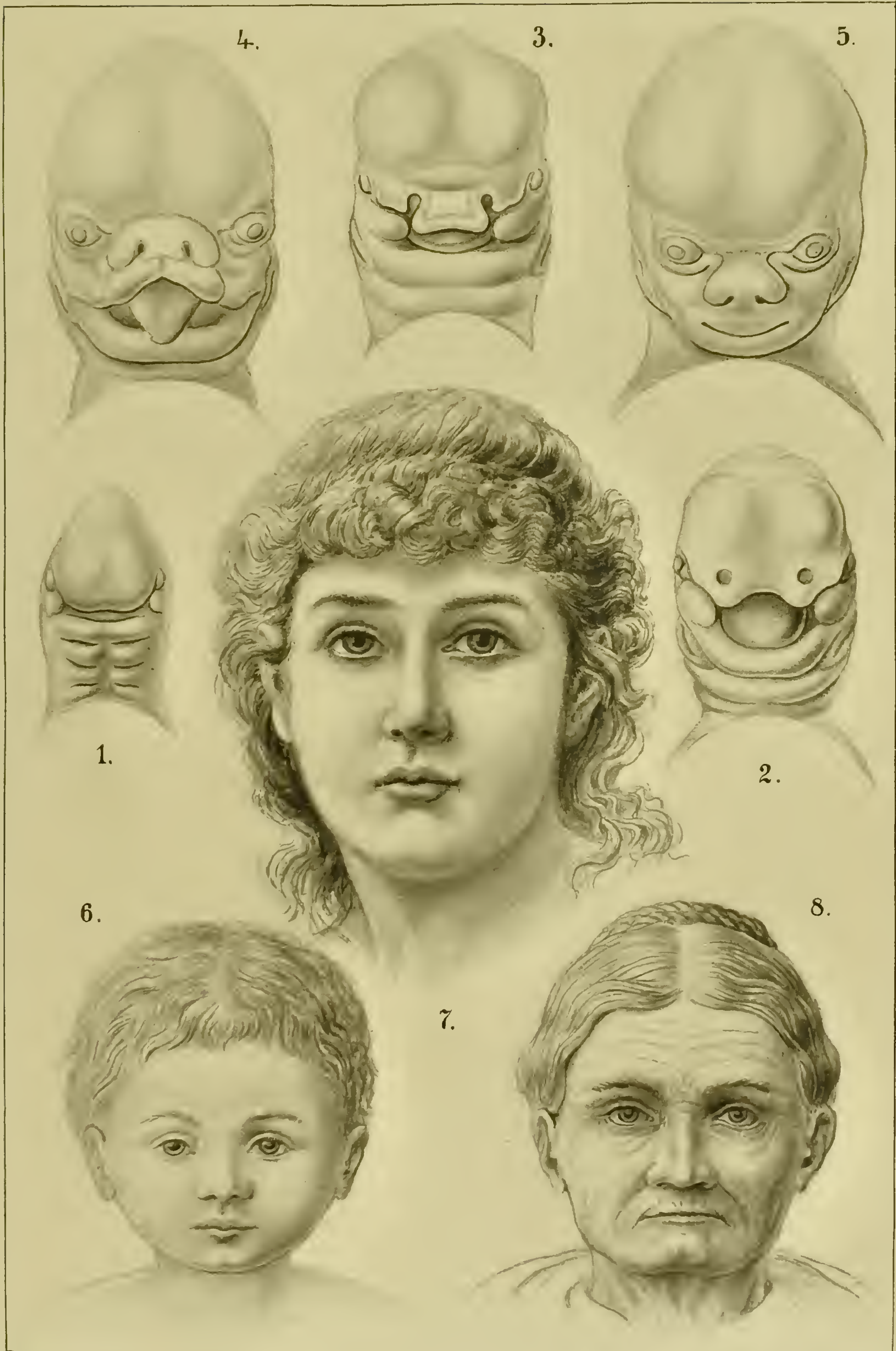
VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

Wenn Ihr vielleicht vermisst in diesem Buch die Einheit,
Statt grosses Ganzen seht der Einzelheiten Kleinheit;
Doch eine Einheit ist, und doppelte darin:
Die Einheit in der Form, die Einheit auch im Sinn.

FRIEDRICH RÜCKERT.

Keimesgeschichte des Antlitzes.

(Erklär. S. 830.)



E. Haeckel del.

Photogravure u. Druck H. Riffarth Berlin

ANTHROPOGENIE

ODER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

KEIMES- UND STAMMES-GESCHICHTE

VON

ERNST HAECKEL

MIT 20 TAFELN, 440 HOLZSCHNITTEN UND 52 GENETISCHEN TABELLEN

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

ERSTER THEIL

KEIMESGESCHICHTE ODER ONTOGENIE



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1891.

KEIMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

WISSENSCHAFTLICHE VORTRÄGE ÜBER DIE GRUNDZÜGE DER MENSCHLICHEN ONTOGENIE

ERSTER THEIL DER ANTHROPOGENIE

VON

ERNST HAECKEL
DR. PHIL., DR. MED., DR. JUR.,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.


WELLCOME
HISTORICAL
MEDICAL

Inhaltsverzeichniss.

Verzeichniss der Tafeln und ihrer Erklärung.

Verzeichniss der Holzschnitte.

Verzeichniss der genetischen Tabellen.

Vorwort zur vierten Auflage.

Als im Jahre 1874 die erste Auflage der Anthropogenie erschien, und als drei Jahre später die dritte Auflage folgte, lagen die allgemeinen Verhältnisse unserer biologischen Wissenschaft ganz anders, als es heute der Fall ist. Der lebhafte Kampf um die Erkenntniss der höchsten Wahrheiten, welchen 1859 Charles Darwin durch sein epochemachendes Werk über den Ursprung der Arten hervorgerufen hatte, war damals zwar in der Hauptsache schon zu seinen Gunsten entschieden. Allein der wichtigste Folgeschluss der neuen, durch seine Selections-Theorie erst fest begründeten Abstammungslehre, ihre Anwendung auf den Menschen, stiess noch in weiten Kreisen auf den lebhaftesten Widerstand.

Den ersten Versuch, der hypothetischen Ahnen-Reihe des Menschen näher zu treten und die einzelnen historischen, zu seiner Bildung hinführenden Stufen der thierischen Organisation zu ermitteln, hatte ich 1866 in meiner Generellen Morphologie unternommen und 1868 in meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte weiter ausgeführt. Dabei war mir immer mehr die fundamentale Bedeutung klar geworden, welche der empirische Schatz der menschlichen Keimesgeschichte für die theoretische Construction unserer Stammesgeschichte besitzt. Langjährige Beschäftigung mit der menschlichen Embryologie und akademische Vorlesungen über diese elementare Basis der physischen Anthropologie ermuthigten mich, den schwierigen Versuch ihrer Anwendung auf unsere Phylogenie zu wagen.

Die volle Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf den Menschen schien mir um so mehr geboten und ergiebig, als die grosse Mehrzahl der Embryologen damals noch Nichts davon wissen wollte. Das einzige, in vier Auflagen weit verbreitete Lehrbuch

der Entwickelungsgeschichte des Menschen, welches seit dem Jahre 1859 diese Wissenschaft im Zusammenhange übersichtlich darstellte, dasjenige von ALBERT KÖLLIKER, vertrat einen völlig entgegengesetzten Standpunkt; selbst noch in der neuesten Auflage desselben (1884) bleibt der verdienstvolle Verfasser bei der Ansicht, „dass die Entwickelungsgesetze der Organismen noch gänzlich unbekannt seien; es wird, im Gegensatze zu der DARWIN'schen allmählichen Umbildung der Organismen in einander, eine sprungweise Umbildung angenommen".

Gegenüber diesen dualistischen, damals noch die weitesten Kreise beherrschenden Anschauungen versuchte ich nun 1874, in der ersten Auflage der Anthropogenie, meine monistische Auffassung der embryologischen Erscheinungen zum Ausdruck zu bringen. Dabei ging ich von folgenden leitenden Grundsätzen aus: 1) Es besteht ein unmittelbarer ursächlicher Zusammenhang zwischen den empirischen Thatsachen der menschlichen Keimesgeschichte und der hypothetischen Stammesgeschichte unseres Geschlechts, welche aus bekannten Gründen unserer directen Beobachtung grösstentheils entzogen ist. 2) Dieser mechanische Causal-Nexus findet seinen einfachsten Ausdruck in dem biogenetischen Grundgesetze: Die Ontogenie ist eine kurze und unvollständige Recapitulation der Phylogenie. 3) Der phylogenetische Process, die stufenweise Entwickelung der höheren Wirbelthier-Ahnen des Menschen aus einer langen Reihe von niederen Thierformen, ist eine sehr verwickelte historische Erscheinung, welche sich aus zahlreichen Vererbungs- und Anpassungs-Vorgängen zusammensetzt. 4) Jeder einzelne von diesen Vorgängen beruht auf physiologischen Functionen des Organismus und lässt sich entweder auf die Thätigkeit der Fortpflanzung (Vererbung) oder auf diejenige der Ernährung (Anpassung) zurückführen. 5) Die Thatsachen der menschlichen Embryologie sind nur durch Vererbung von phylogenetischen Processen erklärbar, wobei jedoch die palingenetischen Erscheinungen kritisch von den cenogenetischen zu sondern sind. 6) Nur die palingenetischen Thatsachen (wie z. B. die vorübergehende Bildung der Chorda, der Urnieren, der Kiemenbogen) sind direct für die Erkenntniss unserer thierischen Ahnenreihe zu verwerthen, weil sie auf Vererbung von Anpassungen entwickelter Thiere beruhen. 7) Dagegen besitzen die cenogenetischen Thatsachen (wie z. B. die embryonale Bildung des Dottersacks, der Allantois, der paarigen Herz-Anlage) für unsere Phylogenie nur ein untergeordnetes oder indirectes In-

teresse, da sie durch Anpassung der Keime an die Bedingungen ihrer embryonalen Entwickelung entstanden sind. 8) Die zahlreichen Lücken der Phylogenie, welche in dem empirischen Materiale der Ontogenie offen bleiben, werden grösstentheils ausgefüllt durch die Paläontologie und die vergleichende Anatomie.

Die Anwendung dieser allgemeinen biogenetischen Grundsätze auf den besonderen Fall der Entwickelungsgeschichte des Menschen, wie ich sie in der Anthropogenie zuerst versuchte, musste selbstverständlich — als erster selbstständiger Vorstoss auf einem noch unbetretenen Forschungsgebiete — sehr unvollkommen ausfallen; seine Hauptwirkung konnte im besten Falle darin bestehen, die neue Forschungsrichtung zur Geltung zu bringen und andere Naturforscher anzuregen, in ihrem besonderen Arbeits-Gebiete ihren Werth zu erproben. Dass die Anthropogenie in diesem Sinne ihren Zweck vollkommen erreicht hat, scheint mir aus der unbefangenen Vergleichung des damaligen Zustandes unserer Wissenschaft mit dem gegenwärtigen zweifellos hervorzugehen. Die grosse Mehrzahl der Naturforscher, welche seitdem das anziehende Arbeitsfeld der vergleichenden Entwickelungsgeschichte betreten haben, ist heute von der Ueberzeugung durchdrungen, dass die beiden von mir zuerst unterschiedenen Hauptzweige derselben, Ontogenie und Phylogenie, in dem engsten ursächlichen Zusammenhange stehen, und dass die eine ohne die andere nicht verstanden werden kann. Die grosse Mehrzahl der brauchbaren Resultate, welche ihre fleissigen und gründlichen Untersuchungen zu Tage gefördert haben, ist erst dadurch in ihrem wahren Werthe erkannt, dass die ontogenetischen Thatsachen ihre phylogenetische Erklärung gefunden haben. Vor 25 Jahren noch, als die „Generelle Morphologie" erschien, galt den Meisten die menschliche Keimesgeschichte als ein wundervolles Märchen, in welchem eine Reihe der sonderbarsten und räthselhaftesten Ereignisse ohne ersichtlichen Grund eines inneren ursächlichen Zusammenhanges aneinander gekettet ist. Heute dagegen erblicken wir in dieser Kette von wunderbaren Verwandlungen eine geschichtliche Urkunde ersten Ranges, einen Schöpfungsbericht, der uns über die wichtigsten Veränderungen in Körperbau und Lebensweise, in innerer Structur und äusserer Gestaltung unserer thierischen Vorfahren bedeutungsvolle Aufschlüsse giebt.

Die glänzenden Fortschritte, welche die vergleichende Entwickelungsgeschichte in den beiden letzten Decennien gemacht hat, werden häufig in äusserlichen Ursachen gesucht: in der grossen

Anzahl neuer Arbeiter, welche sich diesem Gebiete zugewendet haben, in der Vervollkommnung der technischen Untersuchungs-Methoden, in der Ausbildung der dabei verwendeten Instrumente. Gewiss sind diese Fortschritte, insbesondere diejenigen, die wir dem vervollkommneten Mikroskop und Mikrotom verdanken, sehr hoch zu schätzen, sie erhalten aber ihren vollen Werth erst durch die Anwendung der phylogenetischen Methoden. Denn diesen letzteren verdanken wir jene ungeheuere Erweiterung unseres intellectuellen Gesichtskreises, welche uns gestattet, die ganze Wunderwelt des organischen Lebens vom Anbeginn bis zur Gegenwart als einen grossen mechanischen Naturprocess historisch zu verstehen. Der Phylogenie „ist es vorbehalten, die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen". Indem die Stammesgeschichte ihr erklärendes Licht auf das räthselvolle Bild der Keimesgeschichte fallen lässt, enthüllt sie uns die wahren Entwickelungs-Gesetze.

Dass dieser Weg hier allein zum Ziele führt, und dass die Thatsachen der Ontogenie nur durch die Hypothesen der Phylogenie wirklich erklärt werden können, hat sich mit jedem Jahre deutlicher herausgestellt. Mit jedem Jahre ist auch die Zahl und das Gewicht der Thatsachen gewachsen, die wir zwei anderen Forschungsgebieten entlehnen, den beiden grossen Schwester-Wissenschaften der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie. Der tiefe innere Zusammenhang, in welchem die historischen Urkunden dieser beiden Wissenschaften mit denjenigen der Ontogenie stehen, tritt immer klarer und überzeugender hervor, je mehr wir von allen drei Geschichtsquellen kennen lernen; immer überzeugender ergiebt sich daraus die Nothwendigkeit, alle drei Urkunden gleichmässig zu verwerthen und kritisch vergleichend beim Aufbau unserer Stammesgeschichte zu benutzen.

Diese leitenden Principien, die ich schon in der ersten Auflage der Anthropogenie befolgte und geltend machte, habe ich in dieser vierten Auflage weit umfassender angewendet und weit eingehender ausgeführt, entsprechend den grossartigen Erweiterungen und Vertiefungen, welche unser biologisches Wissen in den letzten fünfzehn Jahren auf jenen drei Gebieten erfahren hat. In der Anerkennung und Verwerthung dieser biogenetischen Grundsätze befinde ich mich in fundamentalem Gegensatze zu jener rein descriptiven, sogenannten „exacten" Richtung der Entwickelungsgeschichte, welche die genaueste Beschreibung der embryologischen

Thatsachen als ihre einzige rechtmässige Aufgabe betrachtet. Wenn diese „descriptive Embryologie“ trotz ihrer principiellen Beschränkung zu einer Erklärung der von ihr beschriebenen Thatsachen sich zu erheben versucht, so nimmt sie den stolzen Titel der „physiologischen Entwickelungsgeschichte“ an; sie glaubt die wahren mechanischen Ursachen jener ontogenetischen Thatsachen dann gefunden zu haben, wenn sie dieselben auf einfache physikalische Verhältnisse, Krümmung und Faltenbildung elastischer Platten, Einstülpung hohler Blasen und dergl. zurückführt. Welche Früchte diese „exacte“ Methode physiologischer Ontogenie hervorbringt, zeigen die berühmte Schneider-Theorie, Briefcouvert-Theorie, Parablasten-Theorie u. s. w., welche ich im dritten Vortrage kritisch beleuchtet habe (S. 53).

Der Hauptfehler dieser sogenannten exacten oder physiologischen (— besser „pseudomechanischen“ —) Richtung in der Entwickelungsgeschichte liegt darin, dass sie höchst verwickelte historische Vorgänge als einfache physikalische Erscheinungen auffasst. Wenn z. B. das Markrohr am Keime der Wirbelthiere sich von der Hautdecke abschnürt, oder wenn an seinem angeschwollenenen Vorderende die fünf Hirnblasen durch Querfalten geschieden werden, so scheinen das, äusserlich betrachtet, sehr einfache physikalische Vorgänge zu sein. Wirklich verständlich werden uns dieselben aber erst, wenn wir sie auf ihre wahren phylogenetischen Ursachen beziehen und uns überzeugen, dass jeder dieser anscheinend einfachen Keimungs-Processe die erbliche, durch abgekürzte Vererbung modificirte Wiederholung einer langen historischen Umbildungs-Kette ist, an deren Zustandekommen in der Stammesgeschichte unserer thierischen Vorfahren Tausende von einzelnen Anpassungs- und Vererbungs-Processen im Laufe von Jahrmillionen mitgearbeitet haben. Natürlich ist jeder einzelne dieser physiologischen Processe wieder zuletzt durch mechanische Ursachen, durch physikalische und chemische Erscheinungen bedingt gewesen; aber als längst vollzogene „prähistorische“ Ereignisse sind dieselben unserer directen und exacten Untersuchung völlig entzogen.

Die Grundirrthümer jener anspruchsvoll auftretenden „Entwickelungs-Mechanik“ und ihren principiellen Gegensatz zu unseren phylogenetischen Methoden habe ich bereits früher kritisch beleuchtet, in meinen Schriften über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“ (1875) und über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe“ (1884). Auf die besonderen

Angriffe, welche jene „pseudomechanische oder tectogenetische“ Schule fortdauernd gegen meine Anthropogenie richtet, habe ich in dem Apologetischen Schlussworte dieser Auflage noch Einiges erwidert. Man hat sich vielfach gewundert, wie eine so oberflächliche, bloss auf den äusseren Schein der Keimungs-Vorgänge gerichtete und ihr inneres historisches Wesen ignorirende Richtung längere Zeit hindurch einen so ansehnlichen Erfolg erringen konnte. Die Lösung dieses Räthsels dürfte vor Allem in ihrer Beschränktheit zu suchen sein. Diese Beschränkung der pseudomechanischen Schule zeigt sich in dreifacher Beziehung: erstens beschränkt sie sich in der Benutzung des empirischen Materials, indem sie von den drei grossen „Schöpfungs-Urkunden“ nur eine einzige, die Ontogenie in Betracht zieht, die beiden anderen, Paläontologie und vergleichende Anatomie ignorirt; zweitens beschränkt sie sich in der wissenschaftlichen Methode, indem sie die genaueste, „mit Zirkel, Maassstab und Gewicht“ ausgeführte Beschreibung der einzelnen Keimformen als einzige Aufgabe betrachtet; drittens endlich beschränkt sie sich in der philosophischen Erkenntniss, indem sie jede Vergleichung mit verwandten Erscheinungen, sowie die Beziehungen der einzelnen Theile zum Ganzen ausschliesst. Diese dreifache Beschränkung — in sich eine dreifache Fehlerquelle von gefährlichster Wirkung — findet aber an vielen Orten ein warmes Entgegenkommen, in einer Zeit, in welcher überhaupt der bornirteste Specialismus allenthalben seine Triumphe feiert, in welcher das Studium der Geschichte auf den Kopf gestellt wird, und in welcher jeder denkende Naturforscher, der den Zusammenhang der Erscheinungen im Auge behält, als „Naturphilosoph“ in den Bann gethan wird. Trotz alledem bleibt die Entwickelungsgeschichte eine historische, keine exacte Naturwissenschaft.

Wenn meine Anthropogenie überhaupt ein Verdienst besitzt, so ist es das, ihre grosse historische Aufgabe stets als ein einziges einheitliches Ganzes im Auge behalten und die Beziehungen aller Theile zum Ganzen verfolgt zu haben. Denn auch hier gilt GOETHE's Wort: „Auf die Beziehungen kömmt Alles an“! Die Entwickelung des einzelnen Menschen aus einer einfachen Zelle, die wunderbare Formenkette, welche diese Stammzelle während ihrer Keimung durchläuft, ist in meinen Augen eine der grossartigsten und interessantesten Natur-Erscheinungen; und sicherlich für jeden denkenden Menschen eine von denjenigen Thatsachen, deren Erforschung am meisten fesselt und die tiefsten Räthsel des Menschenlebens enthält. Die principielle Lösung dieser Räthsel giebt

uns aber nur LAMARCK's Descendenz-Theorie an die Hand, indem sie die „Vererbung von Anpassungen“ oder die „Erblichkeit erworbener Eigenschaften“ als die wahre „mechanische Ursache“ nachweist, welche im Laufe unserer langen Stammesgeschichte die stufenweise aufsteigende Entwickelung unserer thierischen Ahnen-Reihe bewirkt hat. Die Schwierigkeiten, welche diese ältere Abstammungslehre, der „Lamarckismus“ (1809) noch nicht überwinden konnte, hat später mit glücklichstem Erfolge CHARLES DARWIN (1859) beseitigt, indem er die natürliche Zuchtwahl oder Selection als den grossen Regulator einführte, welcher „im Kampfe um's Dasein“ die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung regelt.

Mit Unrecht hat man neuerdings diesen „Darwinismus“ in principiellen Gegensatz zu jenem „Lamarckismus“ gebracht. Eine neue Schule des Transformismus (— die man im eigentlichsten Sinne als Hyper-Darwinismus bezeichnen könnte —) will freilich der Selection alle Thätigkeit bei der Umbildung der organischen Formen zuschreiben und schliesst dabei sonderbarer Weise jene Erscheinung völlig aus, welche nach meiner Ansicht die wichtigste von allen ist: die Vererbung von Anpassungen. Mit grösstem Erfolge hat diese Ansicht im Laufe der letzten acht Jahre in Deutschland AUGUST WEISMANN vertreten, in England GALTON, WALLACE, RAY-LANKESTER u. A. Unbeschadet der grossen Verdienste, welche sich WEISMANN durch viele vortreffliche Arbeiten um die Förderung der Zoologie und des Transformismus erworben hat, muss ich doch gestehen, dass ich seine allgemeinen, mit so viel Beifall aufgenommenen Theorien, die Lehre vom Keimplasma, von der Unsterblichkeit der Einzelligen u. s. w., für ganz unhaltbar ansehe. Ich habe dieser Ueberzeugung schon in der letzten (VIII.) Auflage meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte Ausdruck gegeben (1889). Die gründlichste Widerlegung der WEISMANN'schen Theorie hat wohl THEODOR EIMER (1888) gegeben, in seinem werthvollen Werke über „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens“. Neuerdings hat namentlich der ausgezeichnete amerikanische Transformist LESTER F. WARD dieselbe kritisch beleuchtet (Neo-Darwinism and Neo-Lamarckism, 1891).

Wenn man mit WEISMANN und GALTON die Vererbung erworbener Eigenschaften leugnet, so schliesst man damit den umbildenden Einfluss der Aussenwelt auf die organische Form überhaupt aus. Denn wenn die Anpassung, d. h. die Umbildung durch die Existenz-Verhältnisse, nicht durch Vererbung übertragen wird, dann besitzt sie überhaupt keinen phylogenetischen Werth. Das

ist gerade der grosse Grundgedanke — ebensowohl in der Lamarck-schen Descendenz-Theorie wie in der Darwin'schen Selections-Theorie — dass die Erkenntniss der Beziehungen zwischen der Innenwelt des Organismus und der Aussenwelt seiner Umgebung uns den Einblick in die wahren Ursachen eröffnet, welche die langsame historische Umbildung der Formen bewirken. Dafür ist aber die Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften eine unerlässliche Annahme. Weismann behauptet, dass dafür keine Beweise existiren, während nach meiner Anschauung unzählige Thatsachen der Morphologie und Physiologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, der Paläontologie und Chorologie ein harmonisches grossartiges Beweis-Material dafür bilden. Selbst die directen experimentellen Beweise, welche er verlangt, sind längst geliefert; unsere ganze künstliche Zuchtwahl beruht auf ihrer Annahme. Ich bin überzeugt, dass kein einziger denkender, unbefangener und praktisch erfahrener Züchter die Vererbung von erworbenen Eigenschaften leugnet.

Durch die neueren Theorien von Weismann, Nägeli u. A. verliert die Descendenz-Theorie den grössten Theil ihres erklärenden Werthes. Denn mit der Verwerfung der bekannten „äusseren Ursachen der Umbildung“ werden wir zugleich auf die unbekannten „inneren Ursachen“ verwiesen, welche die Entwickelung der organischen Welt zweckmässig leiten sollen: auf jene vagen und ganz inhaltlosen Vorstellungen, welche unter dem Begriffe eines „grossen Entwickelungsgesetzes“, eines „physiologischen Wachsthums-Gesetzes“, eines „inneren Fortschrittstriebes“, eines „inneren treibenden Entwickelungs-Princips“ u. s. w. cursiren. Alle diese unbestimmten „inneren Entwickelungsgesetze“, welche der Aussenwelt keinen umbildenden Einfluss zugestehen, beruhen im Grunde auf dualistischen und teleologischen Vorstellungen; sie sind unvereinbar mit den monistischen und mechanischen Principien, welche nach unserer Annahme, entsprechend den physikalisch-chemischen Anschauungen der modernen Physiologie, Lebensthätigkeit und Lebens-Bildung der organischen Welt regeln.

Von diesem festen monistischen Standpunkt aus, im Einklang mit den mechanischen Principien von Newton und Kant, Lamarck und Darwin, Karl Ernst von Baer und Johannes Müller, habe ich versucht, auch in dieser neuen Auflage der Anthropogenie die wichtigsten Thatsachen unserer Keimesgeschichte und Stammesgeschichte dem gebildeten Leser vorzuführen. Da das Werk nicht nur bei Naturforschern, Aerzten und Lehrern, sondern auch bei ge-

bildeten Laien verschiedener Berufskreise freundliche Aufnahme gefunden hat, habe ich mich bemüht, aus dem unendlich reichen, zu Gebote stehenden empirischen Material das Wichtigste und Interessanteste hervorzuheben, während ich vieles Untergeordnete nur kurz erwähnt und manches Nebensächliche ganz weggelassen habe. Wahrscheinlich wird das Buch manche kleine Irrthümer in einzelnen Angaben enthalten. Diese bitte ich damit zu entschuldigen, dass ich zwölf Jahre hindurch mit ganz anderen Arbeiten (den Monographien der Radiolarien, Medusen und Siphonophoren) beschäftigt war. Wenn man aber nach so langer Entfernung wieder zu einem so grossen und erhabenen Gegenstande zurückkehrt, wie es unsere menschliche Entwickelungsgeschichte ist, dann erscheint man in höherem Maasse befähigt, das grosse Ganze zu umfassen und zu schildern. Nur auf die naturwahre Darstellung der Grundzüge dieses grossen Ganzen kam es mir an, nicht auf die „exacte" Beschreibung aller Einzelheiten; diese unterliegt ohnehin, wie bekannt, jährlichen Schwankungen und Verbesserungen. Wer sich über die Einzelheiten unserer Keimesgeschichte näher unterrichten will, der findet dieselben ausführlich in der vortrefflichen „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere" von OSCAR HERTWIG (III. Auflage, 1890). Auch der kürzlich erschienene „Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere" von ROBERT BONNET ist als kurzer Leitfaden sehr zu empfehlen. Ueber die bedeutungsvollen Zeugnisse der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere geben nähere Aufschlüsse die bekannten Lehrbücher von GEGENBAUR und WIEDERSHEIM. Die nicht minder wichtigen „Schöpfungs-Urkunden" aus der Paläontologie der Wirbelthiere haben in den citirten neuen Lehrbüchern von ZITTEL und STEINMANN-DÖDERLEIN eine sehr gute Zusammenstellung erfahren.

Der mächtige Zuwachs, durch welchen unsere Kenntnisse auf allen Gebietstheilen der Anthropogenie seit vierzehn Jahren bereichert sind, nöthigte mich, den grössten Theil des Buches gänzlich umzuarbeiten. Dabei konnte ich zu meiner Genugthuung mich überzeugen, dass die meisten und wichtigsten, in der ersten Auflage gegebenen Grundanschauungen sich bewährt und zu weiteren Fortschritten in derselben Richtung Veranlassung gegeben haben. In vielen einzelnen Theilen hingegen hat sich, Dank den vereinten Anstrengungen zahlreicher tüchtiger Arbeiter, der Kreis unserer Erkenntniss so sehr erweitert, und sind viele, damals noch dunkle Fragen so glücklich aufgeklärt, dass die grössere Hälfte dieses Buches in ganz neuer Gestalt erscheint. Die Zahl der Vorträge ist

von 26 auf 30 gestiegen, die Zahl der Holzschnitte von 330 auf 440, die Zahl der Tafeln von 15 auf 20, die Zahl der genetischen Tabellen von 44 auf 52. Die Vorwürfe, welche von meinen Gegnern mit mehr Erfolg als Wahrheitsliebe gegen einen Theil meiner Original-Abbildungen erhoben wurden, habe ich dadurch zu beseitigen gesucht, dass ich sie nach den besten mir erreichbaren Objecten neu und möglichst naturgetreu ausführte. (Vergl. das Apologetische Schlusswort, S. 857.)

Manche Sätze sind mehrfach wiederholt, und namentlich die wichtigsten Thatsachen der Keimesgeschichte mehrfach von verschiedenen Seiten beleuchtet worden. Diese Wiederholungen, sowie eine oft fühlbare Ungleichheit in der Behandlung des überreichen Materials sind an sich vielleicht zu tadeln; zu ihrer Entschuldigung dient aber wohl theilweise die ausserordentliche Sprödigkeit des Stoffes und der Wunsch, vor Allem die wesentlichen Hauptsachen und ihre verwickelten Beziehungen dem Leser recht nahe zu legen.

Ueberzeugt, dass der hier vertretenen Richtung der Anthropogenie die Zukunft angehört, schliesse ich mit dem Wunsche, dass diese zeitgemäss umgearbeitete vierte Auflage gleich ihren Vorgängerinnen dazu beitragen möge, für die bedeutungsvollste Basis der Anthropologie lebendiges Interesse in weiteren Kreisen der Gebildeten anzuregen: „Erkenne dich selbst!“ Das ist der Quell aller Weisheit! Für die wahre Selbst-Erkenntniss des Menschen ist aber die erste Vorbedingung die Kenntniss seiner Entwickelungsgeschichte.

Jena, am 18. August 1891.

Ernst Haeckel.

Prometheus.

Bedecke deinen Himmel, Zeus, mit Wolkendunst,
Und übe, dem Knaben gleich, der Disteln köpft,
An Eichen dich und Bergeshöhn;
Musst mir meine Erde doch lassen stehn,
Und meine Hütte, die du nicht gebaut,
Und meinen Heerd, um dessen Gluth
Du mich beneidest.

Ich kenne nichts Aermeres
Unter der Sonn', als euch Götter!
Ihr nähret kümmerlich
Von Opfersteuern und Gebetshauch eure Majestät,
Und darbtet, wären nicht Kinder und Bettler
Hoffnungsvolle Thoren.

Da ich ein Kind war, nicht wusste wo aus noch ein,
Kehrt' ich mein verirrtes Auge zur Sonne,
Als wenn drüber wär'
Ein Ohr, zu hören meine Klage,
Ein Herz, wie mein's, sich des Bedrängten zu erbarmen.

Wer half mir wider der Titanen Uebermuth?
Wer rettete vom Tode mich, von Sclaverei?
Hast du nicht Alles selbst vollendet, heilig glühend Herz?
Und glühtest, jung und gut, betrogen, Rettungsdank
Dem Schlafenden da droben?

Ich dich ehren? Wofür?
Hast du die Schmerzen gelindert je des Beladenen?
Hast du die Thränen gestillet je des Geängstigten?
Hat mich nicht zum Manne geschmiedet
Die allmächtige Zeit und das ewige Schicksal,
Meine Herren und deine?

Wähntest du etwa, ich sollte das Leben hassen,
In Wüsten fliehen, weil nicht alle
Blüthenträume reiften?

Hier sitz' ich, forme Menschen nach meinem Bilde,
Ein Geschlecht, das mir gleich sei,
Zu leiden, zu weinen,
Zu geniessen und zu freuen sich,
Und dein nicht zu achten,
Wie ich!

GOETHE.

Faust.

Der Erdenkreis ist mir genug bekannt;
Nach drüben ist die Aussicht uns verrannt.
Thor, wer dorthin die Augen blinzend richtet,
Sich über Wolken seines Gleichen dichtet!

Er stehe fest und sehe hier sich um;
Dem Tüchtigen ist diese Welt nicht stumm.
Was braucht er in die Ewigkeit zu schweifen?
Was er erkennt, lässt sich ergreifen!

Er wandle so den Erdentag entlang;
Wenn Geister spuken, geh' er seinen Gang;
Im Weiterschreiten find' er Qual und Glück,
Ob unbefriedigt jeden Augenblick!

Ja, diesem Sinne bin ich ganz ergeben,
Das ist der Weisheit letzter Schluss:
Nur der verdient sich Freiheit wie das Leben,
Der täglich sie erobern muss!

GOETHE.

Erster Vortrag.

Das Grundgesetz der organischen Entwickelung.

„Die Entwickelungsgeschichte der Organismen zerfällt in zwei nächst verwandte und eng verbundene Zweige: die Ontogenie oder die Entwickelungsgeschichte der organischen Individuen, und die Phylogenie oder die Entwickelungsgeschichte der organischen Stämme. Die Ontogenie ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenie, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung). Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwickelung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwickelung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben."

Generelle Morphologie (1866).

Keimes-Geschichte und Stammes-Geschichte. Causal-Nexus der Ontogenie und Phylogenie. Monismus und Dualismus. Palingenie und Cenogenie. Ortverschiebungen und Zeitverschiebungen. Vererbung und Anpassung. Werth des biogenetischen Grundgesetzes. Entwickelung der Formen und der Functionen.

Inhalt des ersten Vortrages.

Allgemeine Bedeutung der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Unkenntniss derselben in den sogenannten gebildeten Kreisen. Die beiden verschiedenen Theile der Entwickelungsgeschichte: Ontogenie oder Keimesgeschichte, und Phylogenie oder Stammesgeschichte. Ursächlicher Zusammenhang zwischen den beiden Entwickelungs-Reihen. Die Stammesentwickelung ist die Ursache der Keimesentwickelung. Die Ontogenie als Auszug oder Recapitulation der Phylogenie. Unvollständigkeit dieses Auszuges. Das biogenetische Grundgesetz. Vererbung und Anpassung sind die beiden formbildenden Functionen oder die mechanischen Ursachen der Entwickelung. Ausschluss zweckthätiger Ursachen. Alleinige Gültigkeit mechanischer Ursachen. Verdrängung der dualistischen oder zwiespältigen durch die monistische oder einheitliche Weltanschauung. Principielle Bedeutung der embryologischen Thatsachen für die monistische Philosophie. Palingenie oder Auszugsgeschichte und Cenogenie oder Störungsgeschichte. Entwickelungsgeschichte der Formen und der Functionen. Nothwendiger Zusammenhang der Physiogenie und Morphogenie. Die bisherige Entwickelungsgeschichte ist fast ausschliesslich eine Frucht der Morphologie, nicht der Physiologie. Die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems (des Gehirns und Rückenmarks) geht Hand in Hand mit derjenigen der Geistesthätigkeit oder der Seele.

Litteratur:

Charles Darwin, 1859. *Entwickelung und Embryologie* (*XIII. Capitel des Werks: Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*).

Fritz Müller, 1864. *Für Darwin.*

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Entwickelungsgeschichte. Zweiter Band der Generellen Morphologie.*

Derselbe, 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (*VIII. Aufl.* 1889).

Derselbe, 1875. *Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte.*

Eduard Strasburger, 1874. *Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen.* (*Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VIII.*)

Herbert Spencer, 1876. *Principien der Biologie.*

Otto Bütschli, 1881. *Ueber die Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere.*

Carl Gegenbaur, 1889. *Ontogenie und Anatomie, in ihren Wechselbeziehungen betrachtet* (*Morpholog. Jahrbuch, Bd. XV*).

I.

Meine Herren!

Das Gebiet von Naturerscheinungen, in welches ich Sie durch diese Vorträge über Entwickelungsgeschichte des Menschen einzuführen wünsche, nimmt in dem weiten Reiche naturwissenschaftlicher Forschung eine ganz eigenthümliche Stellung ein. Es giebt wohl keinen Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung, welcher den Menschen näher berührt und dessen Erkenntniss dem Menschen mehr angelegen sein sollte, als der menschliche Organismus selbst. Unter allen den verschiedenen Zweigen aber, welche die Naturgeschichte des Menschen oder die „Anthropologie" umfasst, sollte eigentlich die natürliche Entwickelungsgeschichte desselben die lebendigste Theilnahme erwecken. Denn sie giebt uns den Schlüssel zur Lösung der grössten Räthsel, an denen die menschliche Wissenschaft seit Jahrtausenden arbeitet. Das Räthsel von dem eigentlichen Wesen des Menschen, oder die sogenannte Frage von „der Stellung des Menschen in der Natur", und was damit zusammenhängt, die Fragen von der Vergangenheit, der ältesten Geschichte, der gegenwärtigen Wesenheit und der Zukunft des Menschen, alle diese höchst wichtigen Fragen hängen unmittelbar und auf das Engste mit demjenigen Zweige der Naturlehre zusammen, den wir Entwickelungsgeschichte des Menschen oder mit einem Worte „Anthropogenie"[1]) nennen. Und dennoch ist es eine zwar höchst erstaunliche, aber unbestreitbare Thatsache, dass die Entwickelungsgeschichte des Menschen gegenwärtig noch keinen Bestandtheil der allgemeinen Bildung ausmacht. In Wahrheit sind noch heute unsere sogenannten „gebildeten Kreise" mit den allerwichtigsten Verhältnissen und mit den allermerkwürdigsten Erscheinungen, welche uns die Anthropogenie darbietet, grösstentheils unbekannt.

Als Beleg für diese erstaunliche Thatsache führe ich nur an, dass die meisten sogenannten „Gebildeten" nicht einmal wissen, dass

sich jedes menschliche Individuum aus einem Ei entwickelt, und dass dieses nichts Anderes ist als eine einfache Zelle, wie jedes Thier-Ei oder Pflanzen-Ei. Ebenso fremd ist wohl den Meisten die Thatsache, dass bei der Entwickelung dieser kugelförmigen Eizelle sich anfangs ein Körper bildet, der völlig vom ausgebildeten menschlichen Körper verschieden ist und keine Spur von Aehnlichkeit mit diesem besitzt. Die meisten „Gebildeten" haben niemals einen solchen menschlichen Keim oder Embryo[2]) aus früher Zeit der Entwickelung gesehen und wissen nicht, dass derselbe von anderen Thier-Embryonen gar nicht zu unterscheiden ist. Dieser Keim ist anfänglich weiter nichts als ein kugeliger Zellenhaufen, dann eine einfache Hohlkugel, deren Wand eine Zellenschicht bildet. Später erlangt derselbe zu einer gewissen Zeit im Wesentlichen den anatomischen Bau eines Lanzettthierchens, dann eines Fisches, noch später den typischen Körperbau von Amphibien und Säugethieren. Bei weiterer Entwickelung dieser letzteren erscheinen zuerst Formen, welche auf der tiefsten Stufe der Säugethierreihe stehen — Structuren, welche den Schnabelthieren, dann solche, welche den Beutelthieren nächst verwandt sind, und erst später solche Formen, welche die grösste Aehnlichkeit mit Affen besitzen, bis endlich zuletzt als Schluss-Resultat die eigentlich menschliche Form zum Vorschein kommt. Diese bedeutungsvollen Thatsachen sind, wie gesagt, in den weitesten Kreisen noch jetzt fast unbekannt: so unbekannt, dass sie bei ihrer gelegentlichen Erwähnung gewöhnlich bezweifelt oder geradezu als fabelhafte Erfindungen angesehen werden. Jedermann weiss, dass sich der Schmetterling aus der Puppe, und diese Puppe aus einer ganz davon verschiedenen Raupe, sowie die Raupe aus dem Ei des Schmetterlings entwickelt. Aber mit Ausnahme der Aerzte wissen nur Wenige, dass der Mensch während seiner individuellen Entwickelung eine Reihe von Verwandlungen durchmacht, die nicht weniger erstaunlich und merkwürdig sind, als die allbekannte Metamorphose des Schmetterlings.

Gewiss darf schon an sich die Betrachtung dieser merkwürdigen Formenreihe, welche der Mensch während seiner embryonalen Entwickelung durchläuft, Anspruch auf allgemeines Interesse erheben. Aber eine ungleich höhere Befriedigung wird unser Verstand dann gewinnen, wenn wir diese wunderbaren Thatsachen auf ihre wirklichen Ursachen beziehen, und wenn wir in ihnen Naturerscheinungen verstehen lernen, die von der allergrössten Bedeutung für das gesammte menschliche Wissensgebiet sind. Diese Bedeutung betrifft zunächst insbesondere die „natürliche Schöpfungs-

Geschichte", im Anschlusse daran aber, wie wir sogleich sehen werden, die gesammte Philosophie. Da nun in der Philosophie die allgemeinsten Ergebnisse des gesammten menschlichen Erkenntniss-Strebens gesammelt sind, so werden alle menschlichen Wissenschaften mehr oder minder von der Entwickelungsgeschichte des Menschen berührt und beeinflusst werden müssen.

Indem ich nun in diesen Vorträgen den Versuch unternehme, Sie mit den wichtigsten Grundzügen dieser bedeutungsvollen Erscheinungen bekannt zu machen, und auf deren Ursachen hinzuführen, werde ich Begriff und Aufgabe der menschlichen Entwickelungsgeschichte bedeutend weiter fassen, als es gewöhnlich geschieht. Die akademischen Vorlesungen über diesen Gegenstand, wie sie seit einem halben Jahrhundert an den deutschen Hochschulen gehalten werden, sind fast ausschliesslich für Mediciner berechnet. Allerdings hat ja auch zunächst der Arzt das grösste Interesse, die Entstehung der körperlichen Organisation des Menschen kennen zu lernen, mit welcher er täglich in seinem Berufe sich praktisch beschäftigt. Eine solche specielle Darstellung der individuellen Entwickelungs-Vorgänge, wie sie in jenen embryologischen Vorlesungen bisher üblich war, darf ich hier nicht zu geben wagen, weil die Meisten von Ihnen keine menschliche Anatomie studirt haben und mit dem Körperbau des entwickelten Menschen nicht vertraut sind. Ich muss mich deshalb darauf beschränken, viele Verhältnisse nur in allgemeinen Umrissen zu betrachten und kann nicht auf alle die merkwürdigen, aber sehr verwickelten und schwer darstellbaren Einzelheiten eingehen, welche insbesondere bei der speciellen Entwickelungsgeschichte der menschlichen Organe zur Sprache kommen und für deren volles Verständniss eine genaue Kenntniss der menschlichen Anatomie erforderlich ist. Doch werde ich mich bestreben, in diesem Theile der Wissenschaft so populär als möglich zu sein. Auch lässt sich in der That eine befriedigende allgemeine Vorstellung von dem Gange der embryonalen Entwickelung des Menschen gewinnen, ohne dass man zu sehr auf die anatomischen Einzelheiten einzugehen braucht. Wie bereits in anderen Zweigen der Naturwissenschaft neuerdings vielfach mit Erfolg versucht worden ist, das Interesse weiterer gebildeter Kreise daran zu erwecken, so wird es mir hoffentlich auch auf diesem spröden Gebiete gelingen. Allerdings stellt dasselbe in mancher Beziehung uns mehr Hindernisse entgegen, als jedes andere.

Die Entwickelungsgeschichte des Menschen, wie sie bisher in den akademischen Vorlesungen für Mediciner vorgetragen worden

ist, hat gewöhnlich nur die sogenannte Embryologie[3]) oder richtiger Ontogenie[4]), die „individuelle Entwickelungsgeschichte" des menschlichen Organismus, behandelt. Diese ist aber nur der erste Theil unserer Aufgabe, nur die erste Hälfte der Entwickelungsgeschichte des Menschen in dem weiteren Sinne, in welchem wir uns hier mit derselben beschäftigen wollen. Dieser gegenüber steht als zweite Hälfte, als zweiter, ebenso wichtiger und interessanter Theil die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Stammes, die Phylogenie[5]): das ist die Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Thierformen, aus denen sich im Laufe ungezählter Jahrtausende allmählich das Menschengeschlecht hervorgebildet hat. Ihnen Allen ist die gewaltige wissenschaftliche Bewegung bekannt, welche seit dem Jahre 1859 der grosse englische Naturforscher Charles Darwin durch sein berühmtes Buch über die Entstehung der Arten hervorgerufen hat. Als wichtigste unmittelbare Folge hat dieses epochemachende Werk neue Forschungen über den Ursprung des Menschengeschlechts veranlasst, welche dessen allmähliche Entwickelung aus niederen Thierformen unzweifelhaft nachgewiesen haben. Wir nennen die Wissenschaft, welche diesen Ursprung des Menschengeschlechts aus dem Thierreiche zu erkennen bemüht ist, die Phylogenie oder Stammesgeschichte des Menschen. Die wichtigste Quelle, aus welcher die letztere schöpft, ist eben die Ontogenie oder Keimesgeschichte, die individuelle Entwickelungsgeschichte. Ausserdem aber liefern auch die Thatsachen der Paläontologie oder Versteinerungskunde ihr die wichtigsten Stützpunkte, und in noch viel höherem Maasse die vergleichende Anatomie oder Morphologie.

Diese beiden Theile unserer Wissenschaft, einerseits die Ontogenie oder Keimesgeschichte, andererseits die Phylogenie oder Stammesgeschichte, stehen im allerengsten Zusammenhange, und die eine kann ohne die andere gar nicht verstanden werden. Erst durch die innige Wechselwirkung beider Zweige, durch die gegenseitige Ergänzung der „Keimes- und Stammes-Geschichte", erhebt sich die Biogenie[6]) (oder die „organische Entwickelungsgeschichte" im weitesten Sinne) zum Range einer philosophischen Naturwissenschaft. Denn der Zusammenhang zwischen beiden Zweigen ist nicht äusserer, oberflächlicher, sondern tief innerer, ursächlicher Natur. Diese wichtige Erkenntniss ist erst eine Errungenschaft der neuesten Zeit und findet ihren klarsten und präcisesten Ausdruck in dem umfassenden Gesetze, welches ich das Grundgesetz der organischen Entwickelung oder kurz das „biogenetische

Grundgesetz"[7]) genannt habe. Dieses fundamentale Gesetz, auf das wir immer wieder zurückkommen werden und von dessen Anerkennung das ganze innere Verständniss der Entwickelungsgeschichte abhängt, lässt sich kurz in dem Satze ausdrücken: Die Keimesgeschichte ist ein Auszug der Stammesgeschichte; oder mit anderen Worten: Die Ontogenie ist eine Recapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwickelung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.

Die ursächliche oder causale Natur des Verhältnisses, welches die Keimesgeschichte mit der Stammesgeschichte verbindet, ist in den Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung begründet. Wenn wir diese richtig verstanden und ihre fundamentale Bedeutung für die Formbildung der Organismen erkannt haben, dann können wir noch einen Schritt weiter gehen und können sagen: Die Phylogenese ist die mechanische Ursache der Ontogenese. Die Stammesentwickelung bewirkt nach den physiologischen Gesetzen der Vererbung und Anpassung alle die Vorgänge, welche in der Keimesentwickelung summirt und condensirt zu Tage treten.

Die Kette von verschiedenartigen Thiergestalten, welche nach der Descendenztheorie die Ahnenreihe oder Vorfahrenkette jedes höheren Organismus, und also auch des Menschen, zusammensetzen, stellt immer ein zusammenhängendes Ganzes dar. Wir können diese ununterbrochene Gestaltenfolge mit der Buchstabenreihe des Alphabets bezeichnen: A, B, C, D, E u. s. w. bis Z. In scheinbarem Widerspruche hierzu führt uns die individuelle Entwickelungsgeschichte oder die Ontogenie der meisten Organismen nur einen Bruchtheil dieser Formenreihe vor Augen, so dass die lückenhafte embryonale Gestaltenkette etwa lauten würde: A, B, D, F, H, K, M u. s. w. oder in anderen Fällen: B, D, H, L, M, N u. s. w. Es sind also hier gewöhnlich viele einzelne Entwickelungsformen aus der ursprünglich ununterbrochenen Formenkette ausgefallen. Auch sind häufig, um bei diesem Bilde des wiederholten Alphabets zu bleiben, einzelne oder viele Buchstaben der Stammformen an der entsprechenden Stelle der Keimformen durch gleichlautende Buchstaben eines anderen Alphabets ersetzt. So finden wir z. B. oft an

Stelle des lateinischen B und D ein griechisches *B* und *Δ*. Hier ist also die Schrift des biogenetischen Grundgesetzes verändert oder „gefälscht“, während sie im ersteren Falle abgekürzt war. Um so wichtiger ist es, dass trotzdem die Reihenfolge der Formen dieselbe bleibt, und dass wir im Stande sind, den ursprünglichen Zusammenhang derselben zu erkennen.

In der That existirt immer ein gewisser Parallelismus der beiden Entwickelungsreihen. Aber dieser wird dadurch verwischt, dass meistens in der ontogenetischen Entwickelungsfolge Vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phylogenetischen Entwickelungskette früher existirt und wirklich gelebt hat. Wenn der Parallelismus beider Reihen vollständig wäre, und wenn dieses grosse Grundgesetz von dem Causalnexus der Ontogenie und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloss mit Hülfe des Mikroskopes und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die thierischen Vorfahren des Menschengeschlechts von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jene Wiederholung der Keimesgeschichte durch die Stammesgeschichte ist aber nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht im Stande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im Einzelnen festzustellen; vielmehr stossen wir gewöhnlich — und so auch in der Phylogenie des Menschen — auf mannichfache Lücken. Zwar können wir diese Lücken mit Hülfe der vergleichenden Anatomie zum grössten Theil in befriedigender Weise überbrücken, aber doch nicht unmittelbar vor dem wissbegierigen Auge durch ontogenetische Beobachtung ausfüllen. Um so wichtiger ist es, dass wir eine ganze Anzahl von niederen Thierformen kennen, welche noch jetzt in der individuellen Entwickelungsgeschichte des Menschen vertreten sind. Hier dürfen wir mit der grössten Sicherheit aus der Beschaffenheit der vorübergehenden individuellen Form auf die einstmalige Beschaffenheit der thierischen Ahnenform schliessen.

Um nur einige Beispiele anzuführen, so können wir aus der Thatsache, dass das menschliche Ei eine einfache Zelle ist, unmittelbar auf eine uralte einzellige Vorfahrenform des Menschengeschlechts (einer *Amoeba* gleich) schliessen. Ebenso lässt sich aus der Thatsache, dass der menschliche Embryo anfänglich bloss aus zwei einfachen Keimblättern besteht (Gastrula), unmittelbar ein sicherer Schluss auf die uralte Ahnenform der zweiblätterigen *Gastraea* ziehen. Eine spätere Embryonalform des Menschen (Chordula) deutet ebenso bestimmt auf eine uralte wurmähnliche Ahnenform hin, die in den heutigen Seescheiden oder Ascidien ihre nächsten Verwandten besitzt (*Prochordonia*). Dann folgt ein höchst bedeutungsvoller Keimzustand (Acrania), in welchem unser schädelloser Keim im Wesentlichen den Körperbau des *Amphioxus* besitzt. Welche niederen Thierformen aber zwischen der Gastraea und der Chordula, zwischen dieser und dem Amphioxus die Vorfahrenreihe des Menschen zusammensetzten, das lässt sich nur unmittelbar und annähernd mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Ontogenie errathen. Hier sind im Verlaufe der historischen Entwickelung (durch abgekürzte Vererbung) allmählich verschiedene ontogenetische Zwischenformen ausgefallen, welche phylogenetisch (in der Vorfahrenkette) existirt haben müssen. Aber trotz dieser zahlreichen und bisweilen sehr fühlbaren Lücken existirt doch im Ganzen durchaus kein Widerspruch zwischen beiden Entwickelungsreihen. Vielmehr wird es eine Hauptaufgabe dieser Vorträge sein, die innere Harmonie und den ursprünglichen Parallelismus beider Reihen nachzuweisen. Ich hoffe Sie durch Anführung zahlreicher Thatsachen zu überzeugen, wie wir aus der factisch bestehenden, jeden Augenblick zu demonstrirenden embryonalen Formenreihe die wichtigsten Schlüsse auf den Stammbaum des Menschen ziehen können. Wir werden dadurch in den Stand gesetzt, uns ein allgemeines Bild von der Formenreihe der Thiere zu entwerfen, welche als directe Vorfahren des Menschen in dem langen Laufe der organischen Erdgeschichte auf einander folgten.

Natürlich wird es bei dieser phylogenetischen Deutung der ontogenetischen Erscheinungen vor Allem darauf ankommen, scharf und klar zwischen den ursprünglichen palingenetischen und den späteren cenogenetischen Vorgängen der Entwickelung zu unterscheiden. Palingenetische Processe[8]) oder keimesgeschichtliche Wiederholungen nennen wir alle jene Erscheinungen in der individuellen Entwickelungsgeschichte, welche durch die conservative Vererbung getreu von Generation zu

Generation übertragen worden sind und welche demnach einen unmittelbaren Rückschluss auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der entwickelten Vorfahren gestatten. Cenogenetische Processe[9]) hingegen oder keimesgeschichtliche Störungen nennen wir alle jene Vorgänge in der Keimesgeschichte, welche nicht auf solche Vererbung von uralten Stammformen zurückführbar, vielmehr erst später durch Anpassung der Keime oder der Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwickelung hinzugekommen sind. Diese cenogenetischen Erscheinungen sind fremde Zuthaten, welche durchaus keinen unmittelbaren Schluss auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe erlauben, vielmehr die Erkenntniss der letzteren geradezu fälschen und verdecken.

Für die wissenschaftliche Phylogenie, welche aus dem vorhandenen empirischen Materiale der Ontogenie, der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie auf die längst entschwundenen historischen Processe der Stammesgeschichte Schlüsse ziehen will, muss natürlich jene kritische Unterscheidung der primären palingenetischen und der secundären cenogenetischen Processe von der grössten Bedeutung sein. Sie ist für den Entwickelungsforscher von derselben Bedeutung, wie für den Philologen die kritische Unterscheidung der echten und unechten Stellen in den Werken eines alten Schriftstellers; die Sonderung des ursprünglichen Textes und der späteren Zusätze und Fälschungen. Zwar ist jene Unterscheidung der „Palingenesis oder Auszugs-Entwickelung“ und der „Cenogenesis oder Störungs-Entwickelung“ bisher von vielen Naturforschern nicht entfernt gewürdigt worden. Ich halte sie aber für die erste Bedingung jedes wahren Verständnisses der Entwickelungsgeschichte, und ich glaube, dass man demgemäss in der Keimesgeschichte geradezu zwei verschiedene Haupttheile unterscheiden muss: die Palingenie oder Auszugsgeschichte und die Cenogenie oder Störungsgeschichte.

Um sofort an einigen Beispielen aus der Anthropogenie diese höchst wichtige Unterscheidung zu erläutern, so müssen wir beim Menschen, wie bei allen anderen höheren Wirbelthieren, folgende Vorgänge in der Keimesgeschichte als palingenetische Processe auffassen: die Bildung der beiden primären Keimblätter und des Urdarms, die ungegliederte Anlage des dorsalen Nervenrohrs, das Auftreten eines einfachen Axenstabes (Chorda) zwischen Markrohr und Darmrohr, die vorübergehende Bildung der Kiemenbogen und Kiemenspalten, der Urnieren u. s. w. Alle diese und viele

andere wichtige Erscheinungen sind offenbar von den uralten Vorfahren der Säugethiere getreu durch beständige Vererbung übertragen und demnach unmittelbar auf entsprechende paläontologische Entwickelungs-Vorgänge in deren Stammesgeschichte zu beziehen. Hingegen ist das durchaus nicht der Fall bei folgenden Keimungs-Vorgängen, die wir als cenogenetische Processe zu beurtheilen haben: die Bildung des Dottersackes, der Allantois und Placenta, des Amnion, Serolemma und Chorion, überhaupt der verschiedenen Eihüllen und der entsprechenden Blutgefäss-Verästelungen; ferner die paarige Anlage des Herzschlauches, die vorübergehende Trennung von Urwirbelplatten und Seitenplatten, der secundäre Verschluss der Bauchwand und Darmwand, die Bildung des Nabels u. s. w. Alle diese und viele andere Erscheinungen sind offenbar nicht auf entsprechende Verhältnisse einer früheren selbständigen und völlig entwickelten Stammform zu beziehen, vielmehr lediglich durch Anpassung an die eigenthümlichen Bedingungen des Keimlebens oder Embryolebens (innerhalb der Eihüllen) entstanden. Mit Rücksicht hierauf werden wir jetzt unserem biogenetischen Grundgesetze folgende schärfere Fassung geben müssen: „Die Keimesentwickelung (*Ontogenesis*) ist eine gedrängte und abgekürzte Wiederholung der Stammesentwickelung (*Phylogenesis*); und zwar ist diese Wiederholung um so vollständiger, je mehr durch beständige Vererbung die ursprüngliche Auszugsentwickelung (*Palingenesis*) beibehalten wird; hingegen ist die Wiederholung um so unvollständiger, je mehr durch wechselnde Anpassung die spätere Störungsentwickelung (*Cenogenesis*) eingeführt wird“ [10]).

Die cenogenetischen Störungen oder Fälschungen des ursprünglichen palingenetischen Entwickelungsganges beruhen zum grossen Theile auf einer allmählich eingetretenen Verschiebung der Erscheinungen, welche durch die Anpassung an die veränderten embryonalen Existenz-Bedingungen im Laufe vieler Jahrtausende langsam bewirkt worden ist. Diese Verschiebung kann sowohl den Ort, als die Zeit der Erscheinung betreffen. Jene erstere nennen wir Heterotopie, diese letztere Heterochronie.

Die „Ortsverschiebungen“ oder Heterotopien betreffen zunächst die Zellen oder die Elementartheile, aus denen sich die Organe zusammensetzen; weiterhin aber auch die Organe selbst. So nehmen z. B. die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen beim Embryo des Menschen und der meisten höheren Thiere aus dem mittleren Keimblatte ihre erste Entstehung. Hingegen belehrt uns die ver-

gleichende Ontogenie der niederen Thiere, dass dieselben ursprünglich nicht hier, sondern in einem der primären Keimblätter entstanden sind. Allmählich haben aber die Keimzellen ihre ursprüngliche Lage so geändert und sind so frühzeitig aus ihrer Ursprungsstätte in das mittlere Keimblatt hinüber gewandert, dass sie gegenwärtig hier wirklich zu entstehen scheinen. Eine ähnliche Heterotopie erleiden die Urnierengänge der höheren Wirbelthiere, welche ursprünglich in der äusseren Haut gelegen haben. Auch bei der Entstehung des Mesoderms selbst spielen die Ortsverschiebungen, welche mit Wanderungen der Embryonal-Zellen aus einem Keimblatt in das andere verbunden sind, eine sehr wichtige Rolle.

Nicht minder bedeutungsvoll sind die cenogenetischen „Zeitverschiebungen" oder Heterochronien. Sie äussern sich darin, dass die Reihenfolge, in der die Organe nach einander auftreten, in der Keimesgeschichte anders ist, als man nach der Stammesgeschichte erwarten sollte. Wie bei der Heterotopie die Raumfolge, so wird bei der Heterochronie die Zeitfolge gefälscht. Diese Fälschung kann sowohl eine Beschleunigung als eine Verzögerung in der Erscheinung der Organe bewirken. Als eine Beschleunigung oder Verfrühung, als eine „ontogenetische Acceleration" müssen wir z. B. in der Keimesgeschichte des Menschen ansehen: das frühzeitige Auftreten des Herzens, der Kiemenspalten, des Gehirns, der Augen u. s. w. Offenbar erscheinen diese Organe im Verhältniss zu anderen viel früher, als es ursprünglich in der Stammesgeschichte der Fall war. Das Umgekehrte gilt von der verspäteten Ausbildung des Darmcanals, der Leibeshöhle, der Geschlechtsorgane. Hier liegt offenbar eine Verzögerung oder Verspätung, eine „ontogenetische Retardation" vor.

Nur wenn man diese cenogenetischen Vorgänge im Verhältniss zu den palingenetischen kritisch würdigt, und wenn man beständig auf die Abänderungen Rücksicht nimmt, welche die Auszugs-Entwickelung durch die Störungs-Entwickelung erleiden kann, wird man die fundamentale Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes erkennen und dasselbe als wichtigstes Erklärungs-Princip der Entwickelungsgeschichte verwerthen können. Bei einer solchen kritischen Verwerthung bewährt sich dasselbe aber auch stets als der „rothe Faden", an dem wir alle einzelnen Erscheinungen dieses wunderbaren Gebietes aufreihen können: als der „Ariadnefaden", mit dessen Hülfe allein wir im Stande sind, den Weg des Verständnisses durch dieses verwickelte Formenlabyrinth zu finden. Mit vollem Rechte konnten daher kürzlich die beiden Sarasin in

ihrer Entwickelungsgeschichte der *Ichthyophis* sagen, dass „die Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes zur Erkenntniss längst abgelaufener Vorgänge für den Zoologen ebenso hoch anzuschlagen ist, wie für den Astronomen die Spektral-Analyse".

Schon in früherer Zeit, als man mit der Entwickelungsgeschichte des menschlichen und des thierischen Individuums zuerst genauer bekannt wurde — und dies ist kaum sechzig Jahre her! — wurde man im höchsten Grade durch die wunderbare Aehnlichkeit überrascht, welche zwischen den ontogenetischen Formen oder den individuellen Entwickelungsstufen sehr verschiedener Thiere besteht; man wies schon damals auf die merkwürdige Aehnlichkeit hin, welche zwischen ihnen und gewissen entwickelten Thierformen verwandter niederer Gruppen existirt. Bereits die älteren Naturphilosophen (Oken, Treviranus u. A.) erkannten ganz richtig, dass solche niedere Thierformen gewissermaassen im Systeme des Thierreiches eine vorübergehende individuelle Entwickelungsform höherer Gruppen bleibend darstellen oder fixiren. Der berühmte Anatom Meckel sprach schon 1821 von einer „Gleichung zwischen der Entwickelung des Embryo und der Thierreihe". Baer erläuterte schon 1828 kritisch die Frage, wie weit innerhalb des Wirbelthier-Typus die Keimformen der höheren Thiere die bleibenden Formen der niederen durchlaufen. Aber man war damals nicht im Stande, diese überraschende Aehnlichkeit zu verstehen und richtig zu deuten. Gerade die Eröffnung dieses Verständnisses verdanken wir der Descendenz-Theorie; denn sie stellt zum ersten Male die Erscheinungen der Vererbung einerseits, der Anpassung anderseits in das gehörige Licht; sie erklärt uns die fundamentale Bedeutung ihrer beständigen Wechselwirkung für die Entstehung der organischen Formen. Erst Darwin zeigte uns, welche wichtige Rolle hierbei der unaufhörliche, zwischen allen Organismen stattfindende „Kampf ums Dasein" spielt, und wie unter seinem Einflusse (durch „natürliche Züchtung") neue Arten von Organismen lediglich durch die Wechselwirkung von Vererbung und Anpassung entstanden sind und noch fortwährend entstehen. Erst durch den Darwinismus wurde uns der Weg des wahren Verständnisses für jene unendlich wichtigen Beziehungen zwischen den beiden Theilen der organischen Entwickelungsgeschichte eröffnet, zwischen der Ontogenie und der Phylogenie.

Die Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung sind in Wahrheit die beiden formbildenden physiologischen Functionen der Organismen; wenn wir diese nicht gehörig berück-

sichtigen, so ist jedes tiefere Verständniss der Entwickelungsgeschichte vollkommen unmöglich. Daher hatten wir bis auf Darwin überhaupt keine klare Vorstellung von dem eigentlichen Wesen und von den Ursachen der Keimesentwickelung. Man konnte sich die sonderbare Formenreihe durchaus nicht erklären, welche der Mensch während seiner embryonalen Entwickelung durchläuft; man begriff nicht, warum diese seltsame Reihe von verschiedenen thierähnlichen Formen in der Ontogenese erscheint. Früher nahm man sogar allgemein an, dass der Mensch im Ei bereits mit allen seinen Theilen vorgebildet existire, und dass die Entwickelung desselben nur eine Auswickelung der Gestalt, ein einfaches Wachsthum sei. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Vielmehr führt der ganze individuelle Entwickelungsprocess eine zusammenhängende Reihe von verschiedenartigen Thierformen an unseren Augen vorüber; und diese mannigfaltigen Thierformen zeigen sehr verschiedene äussere und innere Bildungs-Verhältnisse. Warum nun jedes menschliche Individuum diese Formenreihe während seiner embryonalen Entwickelung durchlaufen muss, das ist uns erst durch Lamarck's und Darwin's Abstammungslehre oder Descendenztheorie verständlich geworden. Durch diese Theorie haben wir erst die bewirkenden Ursachen, die wahren *causae efficientes* der individuellen Entwickelung kennen gelernt; durch diese Theorie sind wir erst zu der Einsicht gelangt, dass solche mechanische Ursachen allein genügen, um die individuelle Entwickelung des Organismus zu bewirken, und dass es dazu nicht noch der früher allgemein angenommenen planmässigen oder zweckthätigen Ursachen (*causae finales*) bedarf. Allerdings spielen diese Zweckursachen auch heute noch in der herrschenden Schulphilosophie eine grosse Rolle; aber in unserer neuen Naturphilosophie sind wir im Stande, dieselben durch jene Werkursachen völlig auszuschliessen.

Indem ich dieses Verhältniss schon jetzt berühre, glaube ich auf einen der wichtigsten Fortschritte hinzuweisen, der überhaupt im Gebiete der menschlichen Erkenntniss während des letzten Menschenalters stattgefunden hat. Die Geschichte der Philosophie zeigt uns, dass fast allgemein in der gegenwärtigen Weltanschauung, wie in derjenigen des Alterthums, die zweckthätigen Ursachen als die eigentlichen Grundursachen der Erscheinungen in der organischen Natur, und namentlich im Menschenleben, angesehen werden. Die herrschende „Zweckmässigkeitslehre“ oder Teleologie, besonders auf die Autorität von Kant gestützt, nimmt an, dass die Erscheinungen des organischen Lebens und namentlich diejenigen der Ent-

wickelung nur durch zweckmässige Ursachen erklärbar, hingegen einer mechanischen, d. h. einer rein naturwissenschaftlichen Erklärung durchaus nicht zugänglich seien. Nun sind aber gerade die schwierigsten Räthsel, welche uns in dieser Beziehung bisher vorgelegen haben und welche nur durch die Teleologie lösbar schienen, durch die Descendenztheorie in mechanischem Sinne gelöst worden. Die durch letztere bewirkte Umgestaltung der Entwickelungsgeschichte des Menschen hat hier die grössten Hindernisse thatsächlich beseitigt. Wir werden im Verlaufe unserer Untersuchungen klar erkennen, wie die wunderbarsten, bisher für unzugänglich gehaltenen Räthsel in der Organisation des Menschen und der Thiere durch DARWIN's Reform der Entwickelungslehre einer natürlichen Auflösung, einer mechanischen Erklärung durch zwecklos thätige Ursachen zugänglich geworden sind. Ueberall werden wir dadurch in den Stand gesetzt, unbewusste, nothwendig wirkende Ursachen an die Stelle der bewussten, zweckthätigen Ursachen zu setzen [11].

Wenn unsere neue Entwickelungslehre weiter Nichts als Dies geleistet hätte, so würde jeder tiefer denkende Mensch zugeben müssen, dass dadurch allein schon ein ungeheurer Fortschritt in der Erkenntniss gewonnen sei. Denn in Folge dessen muss in der gesammten Philosophie jene Richtung endgültig zur Herrschaft gelangen, welche wir die einheitliche oder monistische nennen, im Gegensatze zu der dualistischen oder zwiespältigen, welche bisher in der speculativen Philosophie herrschend war [12]. Hier ist der Hebelpunkt, wo unmittelbar die Entwickelungsgeschichte des Menschen tief in die Fundamente der Philosophie eingreift. Allein schon aus diesem Grunde ist es höchst wünschenswerth, ja eigentlich unerlässlich, dass jeder denkende, nach philosophischer Erkenntniss strebende Mensch, und vor Allem der Philosoph von Fach, sich mit den wichtigsten Thatsachen unseres Forschungsgebietes bekannt macht.

Die Bedeutung der ontogenetischen Thatsachen ist in dieser Beziehung so gross und springt so sehr in die Augen, dass noch in neuester Zeit die dualistische und teleologische Philosophie diese ihr höchst unbequemen Thatsachen einfach durch Leugnen zu beseitigen gesucht hat. So ging es z. B. mit der Thatsache, dass sich der Mensch aus einem Ei entwickelt, und dass dieses Ei eine einfache Zelle ist, wie die Eizelle aller andern Thiere. Nachdem ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" diese fundamentale Thatsache erörtert und auf ihre unermessliche Bedeutung hinge-

wiesen hatte, wurde dieselbe in mehreren theologischen Zeitschriften als eine böswillige Erfindung von mir ausgegeben. Ebenso leugnete man die bedeutungsvolle Thatsache, dass die Embryonen von Mensch und Hund in einem gewissen Stadium ihrer Entwickelung sich kaum von einander unterscheiden lassen. Wenn wir nämlich den menschlichen Embryo in der dritten oder vierten Woche seiner Entwickelung untersuchen, so finden wir seine Gestalt und Zusammensetzung gänzlich verschieden von der des vollkommen entwickelten Menschen, hingegen fast übereinstimmend mit derjenigen, welche der Affe, der Hund, das Kaninchen und andere Säugethiere in demselben Stadium der Ontogenese darbieten. Wir finden einen bohnenförmigen, sehr einfach gebildeten Körper, der hinten mit einem Schwanz, an den Seiten mit zwei Paar Ruderflossen versehen ist, die den Flossen der Fische, aber keineswegs den Gliedmaassen des Menschen und der Säugethiere ähnlich sind. Fast die ganze vordere Körperhälfte bildet ein unförmlicher Kopf ohne Gesicht, an dessen Seite sich Kiemenspalten und Kiemenbogen wie bei den Fischen befinden (vgl. Tafel VII am Ende des XIV. Vortrages). Auf diesem Stadium seiner Entwickelung unterscheidet sich der menschliche Embryo in keiner wesentlichen Beziehung von dem gleichalterigen Embryo eines Affen, Hundes, Pferdes, Rindes u. s. w. Auch diese bedeutungsvolle Thatsache ist in jedem Augenblick durch Vergleichung der betreffenden Embryonen des Menschen, des Hundes, des Kaninchens u. s. w. leicht und unmittelbar zu beweisen. Trotzdem haben die Theologen und die teleologischen Philosophen sie für eine Erfindung des Materialismus ausgegeben; sogar Naturforscher, denen die Thatsache wohl bekannt sein musste, haben dieselbe zu leugnen versucht.

Es kann wohl kein glänzenderer Beweis für die unermessliche principielle Bedeutung dieser embryologischen Thatsachen zu Gunsten der monistischen Philosophie geliefert werden, als diese Versuche ihrer dualistischen Gegner, sie einfach durch Leugnen oder Todtschweigen aus der Welt zu schaffen. Freilich sind sie für die letzteren im höchsten Grade unbequem und mit ihrer teleologischen Weltanschauung ganz unverträglich. Um so mehr werden wir unserseits bemüht sein, sie in das gehörige Licht zu stellen. Wir theilen vollständig die Ansicht des berühmten englischen Naturforschers Huxley, welcher in seinen trefflichen „Zeugnissen für die Stellung des Menschen in der Natur" bemerkt: „Obgleich diese Thatsachen von vielen anerkannten Lehrern des Volkes ignorirt werden, so sind sie doch leicht nachzuweisen und mit Uebereinstimmung von allen Männern der Wissenschaft ange-

nommen; während anderseits ihre Bedeutung so gross ist, dass Diejenigen, welche sie gehörig erwogen haben, meiner Meinung nach wenig andere biologische Offenbarungen finden werden, die sie überraschen können."

Als unsere Hauptaufgabe werden wir hier zunächst nur die Entwickelungsgeschichte der Körperform des Menschen und seiner Organe, die äusseren und inneren Gestaltungsverhältnisse verfolgen. Doch will ich schon hier darauf aufmerksam machen, dass damit Hand in Hand die Entwickelungsgeschichte der Leistungen oder Functionen geht. Ueberall in der Anthropologie, wie in der Zoologie (von der die erstere ja nur ein Theil ist), überall in der Biologie sind diese beiden Zweige der Forschung unzertrennlich verbunden. Ueberall ist die eigenthümliche Form des Organismus und seiner Organe, innere wie äussere, unmittelbar verknüpft mit der eigenthümlichen Lebenserscheinung oder der physiologischen Function, welche von diesem Organismus und seinen Organen ausgeübt wird. Diese innige Beziehung zwischen Form und Function, zwischen Werkzeug und Arbeit, zeigt sich auch in der Entwickelung des Organismus und aller seiner Theile. Die Entwickelungsgeschichte der Formen, welche uns zunächst beschäftigt, sollte daher zugleich Entwickelungsgeschichte der Functionen sein, und zwar gilt das vom menschlichen Organismus gerade so gut, wie von jedem anderen Organismus.

Allerdings muss ich hier gleich hinzufügen, dass unsere Kenntnisse von der Entwickelung der Functionen noch nicht entfernt so weit gediehen sind, als diejenigen von der Entwickelung der Formen. Ja, bisher ist eigentlich die gesammte Entwickelungsgeschichte oder Biogenie, und zwar sowohl die Ontogenie als die Phylogenie, fast ausschliesslich Entwickelungsgeschichte der Formen gewesen; die Biogenie der Functionen existirt kaum dem Namen nach. Das ist lediglich die Schuld der Physiologie, die sich bisher nur sehr wenig um die Entwickelungsgeschichte gekümmert und deren Pflege grösstentheils der Morphologie überlassen hat. Erst in neuerer Zeit haben W. Engelmann, W. Preyer und einige andere Physiologen begonnen, auch der Ontogenie der Functionen näher zu treten.

Schon seit langer Zeit sind die beiden Hauptzweige biologischer Forschung, Morphologie und Physiologie, auseinander gegangen und haben verschiedene Wege eingeschlagen. Das ist ganz naturgemäss. Denn sowohl die Ziele als die Methoden beider Zweige sind verschieden. Die Morphologie oder Formenlehre strebt nach dem wissenschaftlichen Verständniss der organischen Gestalten, der

inneren und äusseren Formverhältnisse. Die Physiologie oder Functionslehre hingegen sucht die Erkenntniss der organischen Functionen, der Thätigkeiten oder Lebenserscheinungen [13]. Nun hat sich aber, besonders in den letzten dreissig Jahren, die Physiologie viel einseitiger entwickelt als die Morphologie. Nicht allein hat sie die vergleichende Methode, durch welche die letztere die grössten Resultate erzielte, sehr wenig angewendet, sondern auch die Entwickelungsgeschichte sehr vernachlässigt. So ist es denn gekommen, dass in den letzten Decennien die Morphologie weitaus die Physiologie überflügelt hat, obgleich die letztere es liebt, sehr vornehm auf die erstere herabzusehen. Die Morphologie hat auf dem Wege der vergleichenden Anatomie und Ontogenie die grössten Resultate erzielt, und fast Alles, was ich Ihnen über die Entwickelungsgeschichte des Menschen in diesen Vorträgen zu sagen habe, ist durch die Anstrengungen der Morphologen, nicht der Physiologen, gewonnen worden. Ja, die einseitige Richtung der heutigen Physiologie geht sogar so weit, dass sie die Erkenntniss der wichtigsten Entwickelungs-Functionen, der Vererbung und Anpassung, bisher vernachlässigt und selbst diese rein physiologische Aufgabe den Morphologen überlassen hat. Fast Alles, was wir bis jetzt von der Vererbung und von der Anpassung wissen, verdanken wir den Morphologen, nicht den Physiologen. Letztere bearbeiten noch ebenso wenig die Functionen der Entwickelung, als die Entwickelung der Functionen.

Es wird daher erst die Aufgabe einer zukünftigen Physiogenie sein, die Entwickelungsgeschichte der Functionen mit gleichem Eifer und Erfolge in Angriff zu nehmen, wie dies für die Entwickelungsgeschichte der Formen von der Morphogenie längst geschehen ist [14]. Wie innig beide zusammenhängen, will ich Ihnen nur an ein paar Beispielen erläutern. Das Herz des menschlichen Embryo zeigt ursprünglich eine sehr einfache Beschaffenheit, wie sie sich nur bei Ascidien und anderen niederen Thieren permanent vorfindet; damit ist zugleich eine höchst einfache Art des Blutkreislaufes verbunden. Wenn wir nun anderseits sehen, dass mit der fertigen Herzform des Menschen eine von der ersteren gänzlich verschiedene und viel verwickeltere Function des Blutkreislaufes zusammenhängt, so wird sich bei Untersuchung der Entwickelung des Herzens ganz von selbst unsere ursprünglich morphologische Aufgabe zugleich zu einer physiologischen erweitern. Dabei wird sich deutlich herausstellen, dass die Ontogenie des Herzens nur durch seine Phylogenie verständlich wird, ebenso in Beziehung auf

die Function als auf die Form. Dasselbe gilt von allen anderen Organen und ihren Leistungen. So liefert uns z. B. die Entwickelungsgeschichte des Darmkanals, der Lunge, der Geschlechtsorgane durch die genaue vergleichende Erforschung der Formenentwickelung zugleich die wichtigsten Aufschlüsse über die Entwickelung der entsprechenden Functionen dieser Organe.

In der klarsten Weise tritt uns dieses bedeutungsvolle Verhältniss bei der Entwickelungsgeschichte des Nervensystems entgegen. Dieses Organsystem vermittelt in der Oekonomie des menschlichen Körpers die Arbeitsleistung der Empfindung, die Thätigkeit des Willens, und endlich die höchsten psychischen Functionen, diejenigen des Denkens; kurz alle die verschiedenen Leistungen, welche den besondern Gegenstand der Psychologie oder Seelenlehre bilden. Die neuere Anatomie und Physiologie hat uns überzeugt, dass diese Seelen-Functionen oder Geistesthätigkeiten unmittelbar von der feineren Structur und Zusammensetzung des Centralnervensystems, von den inneren Bauverhältnissen des Gehirns und des Rückenmarkes abhängig sind. Hier befindet sich die höchst verwickelte Zellenmaschinerie, deren physiologische Function das menschliche Seelenleben ist. Sie ist so verwickelt, dass diese Leistung selbst den meisten Menschen als übernatürlich, als nicht mechanisch erklärbar erscheint.

Nun liefert uns aber die individuelle Entwickelungsgeschichte über die allmähliche Entstehung und stufenweise Ausbildung dieses wichtigsten Organsystems die überraschendsten und bedeutungsvollsten Aufschlüsse. Denn die erste Anlage des Centralnervensystems beim menschlichen Embryo erfolgt in derselben einfachsten Form, wie bei allen anderen Wirbelthieren. In der äusseren Rückenhaut bildet sich ein Markrohr, und aus diesem zunächst ein ganz einfaches Rückenmark ohne Gehirn, wie es bei dem niedersten Wirbelthiere, beim Amphioxus, zeitlebens das Seelenorgan darstellt. Erst später bildet sich aus dem vordersten Ende dieses Rückenmarks ein Gehirn hervor, und zwar ein Gehirn von einfachster Form, wie es bei niederen Fischen beständig ist. Schritt für Schritt entwickelt sich dieses einfache Gehirn dann weiter, durch Formen hindurch, welche denjenigen der Amphibien, der Reptilien, der Schnabelthiere, der Beutelthiere und der Halbaffen entsprechen. Erst zuletzt erhebt sich das Gehirn zu derjenigen höchst organisirten Form, welche die Affen vor den übrigen Wirbelthieren auszeichnet, und welche schliesslich in der menschlichen Gehirnbildung ihre höchste Blüthe erreicht.

Ganz entsprechende Vorgänge stufenweiser Ausbildung lehrt die vergleichende Physiologie. Schritt für Schritt vervollkommnet sich mit jener fortschreitenden Entwickelung der Gehirn-Form die eigenthümliche Function desselben, die Seelenthätigkeit, und wir werden daher durch die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems zum ersten Male in die Lage versetzt, auch die natürliche Entstehung des menschlichen Seelenlebens, die allmähliche historische Ausbildung der menschlichen Geistesthätigkeit zu begreifen. Nur mit Hülfe der Ontogenie vermögen wir zu erkennen, wie diese höchsten und glänzendsten Functionen des thierischen Organismus historisch sich entwickelt haben. Mit einem Worte: die Entwickelungsgeschichte des Rückenmarks und Gehirns im menschlichen Embryo leitet uns unmittelbar zu der Erkenntniss der Phylogenie des menschlichen Geistes, jener allerhöchsten Lebensthätigkeit, die wir heute beim entwickelten Menschen als etwas so Wunderbares und Uebernatürliches zu betrachten gewohnt sind. Gewiss gehört gerade dieses Resultat der entwickelungsgeschichtlichen Forschung zu den grössten und bedeutendsten. Glücklicherweise ist unsere ontogenetische Erkenntniss des menschlichen Centralnervensystems so befriedigend und steht in solcher erfreulichen Uebereinstimmung mit den ergänzenden Resultaten der vergleichenden Anatomie und Physiologie, dass wir dadurch eine klare Einsicht in eines der höchsten philosophischen Probleme, in die Phylogenie der Psyche oder die Stammesgeschichte der menschlichen Geistesthätigkeit erlangen. Die werthvollste Unterstützung erhalten wir dabei durch deren Keimesgeschichte, durch die Ontogenie der Psyche. Diesen wichtigen Theil der Psychologie hat neuerdings W. Preyer begründet, in seinen interessanten Werken über „Die Seele des Kindes“ und „Specielle Physiologie des Embryo“ [18]). Wir sind dadurch auf denjenigen Weg geführt, auf welchem allein wir dieses höchste Problem zu lösen im Stande sein werden.

Zweiter Vortrag.

Die ältere Keimesgeschichte.

„Wer die Generation erklären will, der wird den organischen Körper und dessen Theile, woraus er besteht, zum Vorwurf nehmen und hierüber philosophiren müssen; er wird zeigen müssen, wie diese Theile entstanden sind, und wie sie in der Verbindung, in welcher sie mit einander stehen, entstanden sind. Wer aber eine Sache nicht aus der Erfahrung unmittelbar, sondern aus ihren Gründen und Ursachen erkennt, wer also durch diese, nicht durch die Erfahrung, gezwungen wird zu sagen: „„die Sache muss so und sie kann nicht anders sein, sie muss sich nothwendig so verhalten, sie muss diese Eigenschaften haben und andere kann sie nicht haben““ — der sieht die Sache nicht nur historisch, sondern wirklich philosophisch ein, und er hat eine philosophische Kenntniss von ihr. Eine solche philosophische Erkenntniss von einem organischen Körper, die von der bloss historischen sehr verschieden ist, wird unsere Theorie der Generation sein.“

Caspar Friedrich Wolff (1764).

Aristoteles. — Malpighi. — Präformations-Theorien. Ovulisten (Haller, Leibniz). Animalculisten (Leeuwenhoek, Spallanzani). Epigenesis-Theorie. Caspar Friedrich Wolff.

Inhalt des zweiten Vortrages.

Entwickelungsgeschichte der Thiere von Aristoteles. Seine Kenntnisse in der Keimesgeschichte niederer Thiere. Stillstand der naturwissenschaftlichen Forschung im christlichen Mittelalter. Erstes Erwachen der Ontogenie im Beginne des siebzehnten Jahrhunderts. Fabricius ab Aquapendente. Harvey. Marcello Malpighi. Die Bedeutung des bebrüteten Hühnchens. Die Theorie der Präformation und der Einschachtelung (Evolution und Prädelineation). Auswickelung eingewickelter bereits vorhandener Körpertheile. Männliche und weibliche Einschachtelungstheorie. Entweder das Samenthierchen oder das Ei ist das vorgebildete Individuum. Animalculisten oder Spermagläubige (Leeuwenhoek, Hartsoeker, Spallanzani). Ovulisten oder Eigläubige (Haller, Leibniz, Bonnet). Berechnung der eingeschachtelten Menschenkeime in Eva's Eierstock. Entdeckung der Jungfern-Zeugung durch Bonnet. Sieg der Präformationstheorie durch die Autorität von Haller und Leibniz. Caspar Friedrich Wolff. Seine Schicksale und Werke. Die Theoria generationis. Neubildung oder Epigenesis. Die Entwickelungsgeschichte des Darmcanals. Die ersten Anfänge der Keimblätter-Theorie (vier Schichten oder Blätter). Die Metamorphose der Pflanzen. Die Keime der Zellentheorie. Wolff's monistische Philosophie.

Litteratur:

Aristoteles, *Fünf Bücher von der Zeugung und Entwickelung der Thiere. Griechisch und Deutsch von Aubert und Wimmer.* 1860.

Fabricius ab Aquapendente, 1600. *De formata foetu.* 1604. *De formatione foetus.*

Marcello Malpighi, 1687. *De formatione pulli. De ovo incubato.*

Caspar Friedrich Wolff, 1759. *Theoria generationis.*

Derselbe, 1769. *De formatione intestinorum.*

Alfred Kirchhoff, 1868. *Caspar Friedrich Wolff, sein Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwickelung. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. IV, S.* 193.

II.

Meine Herren!

Beim Eintritt in jede Wissenschaft ist es in vielen Beziehungen vortheilhaft, zunächst einen Blick auf ihren Entwickelungsgang zu werfen. Der bekannte Grundsatz, dass „jedes Gewordene nur durch sein Werden erkannt werden kann", findet auch auf die Wissenschaft selbst seine Anwendung. Indem wir die stufenweise Ausbildung und das allmähliche Wachsthum derselben verfolgen, werden wir uns über ihre Aufgaben und Ziele am klarsten verständigen. Zugleich werden wir einsehen, dass der heutige Zustand der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit seinen vielen Eigenthümlichkeiten nur dann richtig verstanden werden kann, wenn wir den historischen Entwickelungsgang unserer Wissenschaft in Betracht ziehen. Diese Betrachtung wird uns nicht lange aufhalten. Denn die Entwickelungsgeschichte des Menschen gehört zu den allerjüngsten Naturwissenschaften, und zwar gilt das von beiden Theilen derselben, sowohl von der Keimesgeschichte oder Ontogenie, als auch von der Stammesgeschichte oder Phylogenie.

Wenn wir von den gleich zu besprechenden ältesten Keimen der Wissenschaft im klassischen Alterthum absehen, so beginnt eigentlich die wahre Entwickelungsgeschichte des Menschen als Wissenschaft erst mit dem Jahre 1759, in welchem einer der grössten deutschen Naturforscher, Caspar Friedrich Wolff, seine „Theoria generationis" veröffentlichte. Das war der erste Grundstein zu einer wahren Keimesgeschichte der Thiere. Erst fünfzig Jahre später, 1809, publicirte Jean Lamarck seine „Philosophie zoologique", den ersten Versuch, Grundlagen für eine Stammesgeschichte zu finden; und abermals ein halbes Jahrhundert später, im Jahre 1859, erschien Darwin's Werk, welches wir als die erste wissenschaftliche Ausführung dieses Versuchs betrachten müssen. Ehe wir jedoch auf diese eigentliche Begründung der menschlichen Ent-

wickelungsgeschichte näher eingehen, wollen wir einen flüchtigen Blick auf jenen grossen Philosophen und Naturforscher des Alterthums werfen, der in diesem Gebiete wie in vielen anderen Zweigen naturwissenschaftlicher Forschung während eines Zeitraumes von mehr als zweitausend Jahren einzig dasteht, auf den „Vater der Naturgeschichte“: Aristoteles.

Die hinterlassenen naturwissenschaftlichen Schriften des Aristoteles beschäftigen sich mit sehr verschiedenen Seiten biologischer Forschung; das umfassendste Werk ist die berühmte „Geschichte der Thiere“. Nicht weniger interessant aber ist eine kleinere Schrift, „Ueber Zeugung und Entwickelung der Thiere“ (*„Peri Zoon Geneseos“*) [15]. Dieses Werk behandelt speciell die Entwickelungsgeschichte, und ist schon deshalb von hohem Interesse, weil es das älteste seiner Art ist, und das einzige, welches uns aus dem klassischen Alterthum einigermaassen vollständig überliefert wurde. Gleich den anderen naturwissenschaftlichen Schriften des Aristoteles hat auch dieses inhaltsreiche Werk die ganze Wissenschaft zwei Jahrtausende hindurch beherrscht. Unser Philosoph war ein ebenso scharfsinniger Beobachter, als genialer Denker. Aber während seine philosophische Bedeutung niemals zweifelhaft war, sind seine Verdienste als beobachtender Naturforscher erst neuerdings gehörig gewürdigt worden. Die Naturforscher, die um die Mitte unseres Jahrhunderts seine naturwissenschaftlichen Schriften einer genauen Untersuchung unterzogen, wurden durch eine unerwartete Fülle von interessanten Mittheilungen und merkwürdigen Beobachtungen überrascht. Bezüglich der Entwickelungsgeschichte ist hier besonders hervorzuheben, dass Aristoteles dieselbe bei Thieren aus sehr verschiedenen Klassen verfolgte, und dass er namentlich im Gebiete der niederen Thiere bereits mehrere der merkwürdigsten Thatsachen kannte, mit denen wir erst in den vierziger und fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts auf's Neue bekannt geworden sind. So steht es z. B. fest, dass er mit der ganz eigenthümlichen Fortpflanzungs- und Entwickelungsweise der Tintenfische oder Cephalopoden vertraut war, bei welchen ein Dottersack aus dem Munde des Embryo heraushängt. Er wusste ferner, dass aus den Eiern der Bienen, auch wenn dieselben nicht befruchtet werden, sich Embryonen entwickeln; diese sogenannte „Parthenogenesis“ oder die jungfräuliche Zeugung der Bienen ist erst in unseren Tagen durch den verdienstvollen Münchener Zoologen Siebold bestätigt worden: derselbe beobachtete, dass sich männliche Bienen aus unbefruchteten Eiern, weibliche hingegen nur aus befruchteten Eiern entwickeln [16].

Aristoteles erzählt ferner, dass einzelne Fische (aus der Gattung *Serranus*) Zwitter seien, indem jedes Individuum männliche und weibliche Organe besitze und sich selbst befruchten könne; auch das ist neuerdings bestätigt worden. Ebenso war ihm bekannt, dass der Embryo mancher Haifische durch eine Art Mutterkuchen oder Placenta, ein ernährendes blutreiches Organ, mit dem Mutterleibe verbunden ist, wie dies sonst nur bei den höheren Säugethieren und beim Menschen der Fall ist. Diese Placenta des Haifisches galt lange Zeit als Fabel, bis der Berliner Zoologe Johannes Müller im Jahre 1839 die Thatsache als richtig erwies. So liessen sich aus der Entwickelungsgeschichte des Aristoteles noch eine Menge von merkwürdigen Beobachtungen anführen, die beweisen, wie genau dieser grosse Naturforscher mit ontogenetischen Untersuchungen vertraut und wie weit er in dieser Beziehung der folgenden Zeit vorausgeeilt war.

Bei den meisten Beobachtungen begnügte er sich nicht mit der Mittheilung des Thatsächlichen, sondern knüpfte daran Betrachtungen über dessen Bedeutung. Einige von diesen theoretischen Reflexionen sind deshalb von besonderem Interesse, weil sich darin eine richtige Grundanschauung vom Wesen der Entwickelungsvorgänge erkennen lässt. Er fasst die Entwickelung des Individuums als eine Neubildung auf, bei welcher die verschiedenen Körpertheile nach einander entstehen. Wenn das menschliche oder thierische Individuum sich im mütterlichen Körper oder im Ei ausserhalb desselben entwickelt, so soll zuerst das Herz entstehen, welches er als Anfangs- und Mittelpunkt des Körpers betrachtet. Nach der Bildung des Herzens treten dann die anderen Organe auf, die inneren früher als die äusseren, die oberen (welche über dem Zwerchfell liegen) früher als die unteren (welche unter demselben sich finden). Sehr frühzeitig bildet sich das Gehirn, aus welchem dann die Augen hervorwachsen. Diese Behauptungen sind in der That ganz zutreffend. Suchen wir uns überhaupt aus diesen Angaben des Aristoteles ein Bild von seiner Auffassung der Entwickelungsvorgänge zu machen, so können wir wohl darin eine dunkle Ahnung derjenigen ontogenetischen Theorie finden, welche wir heute die Epigenesis nennen und welche erst zwei tausend Jahre später durch Wolff thatsächlich als die allein richtige nachgewiesen wurde. Dafür ist namentlich der Umstand sehr bezeichnend, dass Aristoteles die Ewigkeit des Individuums in jeder Beziehung leugnete. Er behauptete, ewig könne vielleicht die Art oder die Gattung sein, die aus den gleichartigen Individuen gebildet werde: allein

das Individuum selbst sei vergänglich: es entstehe neu während des Zeugungsactes, und gehe beim Tode zu Grunde.

Während der zwei Jahrtausende, die auf Aristoteles folgen, ist von keinem irgend wesentlichen Fortschritt in der Zoologie überhaupt, und in der Entwickelungsgeschichte im Besonderen, zu berichten. Man begnügte sich damit, seine zoologischen Schriften auszulegen, abzuschreiben, vielfach durch Zusätze zu verunstalten und sie in andere Sprachen zu übersetzen. Selbständige Forschungen wurden während dieses langen Zeitraumes fast gar nicht angestellt. Namentlich war während des christlichen Mittelalters, wo mit der Ausbildung und Ausbreitung einflussreicher Glaubens-Vorstellungen überhaupt der selbstständigen naturwissenschaftlichen Forschung unüberwindliche Hindernisse in den Weg gelegt wurden, von einer neuen Aufnahme der biologischen Forschungen gar keine Rede. Selbst als im sechzehnten Jahrhundert die menschliche Anatomie wieder zu erwachen begann und zum ersten Male wieder selbstständige Untersuchungen über den Körperbau des ausgebildeten Menschen angestellt wurden, wagten doch die Anatomen nicht, ihre Beobachtungen noch weiter auf die Beschaffenheit des noch nicht ausgebildeten menschlichen Körpers, auf die Bildung und Entwickelung des Embryo auszudehnen. Die damals herrschende Scheu vor derartigen Forschungen hatte vielerlei Ursachen. Sie erscheint natürlich, wenn man bedenkt, dass durch die Bulle des Papstes Bonifacius VIII. der grosse Kirchenbann über Alle ausgesprochen war, die eine menschliche Leiche zu zergliedern wagten. Wenn nun schon die anatomische Untersuchung des entwickelten menschlichen Körpers für ein fluchwürdiges Verbrechen galt: um wieviel sträflicher und gottloser musste die Untersuchung des im Mutterleibe verborgenen kindlichen Körpers erscheinen, den der Schöpfer selbst durch seine verborgene Lage dem neugierigen Blicke der Naturforscher absichtlich entzogen zu haben schien! Die christliche Kirche, die zu jener Zeit viele Tausende wegen Mangels an Rechtgläubigkeit martern, hinrichten und verbrennen liess, ahnte schon damals mit richtigem Instincte die ihr drohende Gefahr von Seiten ihrer emporwachsenden Todfeindin, der Naturwissenschaft; ihre Allmacht wusste dafür zu sorgen, dass letztere keine zu raschen Fortschritte machte.

Erst als durch die Reformation die allumfassende Macht der alleinseligmachenden Kirche gebrochen war und ein neuer frischer Geisteshauch die geknechtete Wissenschaft aus den eisernen Fesseln der Glaubenshaft zu erlösen begann, konnte mit der Wiederauf-

nahme anderer naturwissenschaftlicher Forschungen auch die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Menschen sich wieder freier bewegen. Doch blieb die Ontogenie hinter der Anatomie weit zurück. Erst im Beginne des siebzehnten Jahrhunderts erschienen die ersten ontogenetischen Schriften. Den Anfang machte der italienische Anatom FABRICIUS AB AQUAPENDENTE, Professor in Padua, der in zwei Schriften (*De formato foetu*, 1600, und *De formatione foetus*, 1604) die ältesten Abbildungen und Beschreibungen von Embryonen des Menschen und anderer Säugethiere, sowie des Hühnchens veröffentlichte. Aehnliche unvollkommene Darstellungen gaben demnächst SPIGELIUS (*De formato foetu*, 1631), der Engländer NEEDHAM (1667) und sein berühmter Landsmann HARVEY (1652), derselbe, der den Blutkreislauf im Thierkörper entdeckte und den wichtigen Ausspruch that: *„Omne vivum ex ovo"* (Alles Lebendige entsteht aus einem Ei). Der holländische Naturforscher SWAMMERDAM veröffentlichte in seiner „Bibel der Natur" die ersten Beobachtungen über die Embryologie des Frosches und die sogenannte „Furchung" seines Eidotters. Die bedeutendsten ontogenetischen Untersuchungen aus dem siebzehnten Jahrhundert waren aber diejenigen des berühmten Italieners MARCELLO MALPIGHI aus Bologna, der ebenso in der Zoologie wie in der Botanik bahnbrechend auftrat. Seine beiden Abhandlungen *„De formatione pulli"* und *„De ovo incubato"* (1687) enthalten die erste zusammenhängende Darstellung der Entwickelung des Hühnchens im bebrüteten Ei.

Hier muss ich gleich Einiges über die grosse Bedeutung bemerken, welche gerade das Hühnchen für unsere Wissenschaft besitzt. Die Bildungsgeschichte des Hühnchens, wie überhaupt aller Vögel, stimmt in ihren wesentlichen Grundzügen vollständig mit derjenigen aller anderen höheren Wirbelthiere, also auch des Menschen überein. Die drei höheren Wirbelthierklassen: Säugethiere, Vögel und Reptilien (Eidechsen, Schlangen, Schildkröten u. s. w.) zeigen vom Anfang ihrer individuellen Entwickelung an in allen wesentlichen Grundzügen der Körperbildung, und insbesondere ihrer ersten Anlage, eine so überraschende Aehnlichkeit, dass man sie lange Zeit hindurch gar nicht unterscheiden kann (vergl. Taf. VI und VII). Schon längst wissen wir, dass wir bloss die Entwickelung eines Vogelkeimes, als des am leichtesten zugänglichen Embryo, zu verfolgen brauchen, um uns über die wesentlich gleiche Entwickelungsweise der Säugethiere (also auch des Menschen) zu unterrichten. Schon als man um die Mitte und das Ende des siebzehnten Jahrhunderts menschliche Embryonen und überhaupt Säuge-

thier-Embryonen aus früheren Stadien zu untersuchen begann, erkannte man sehr bald diese höchst wichtige Thatsache. Dieselbe ist sowohl in theoretischer wie in practischer Beziehung von der grössten Bedeutung. Für die Theorie der Entwickelung lassen sich aus dieser gleichartigen Beschaffenheit der Embryonen von sehr verschiedenen Thieren die wichtigsten Schlüsse ziehen. Für die Praxis der ontogenetischen Untersuchung aber ist dieselbe deshalb unschätzbar, weil die sehr genau bekannte Ontogenie der Vögel die nur sehr lückenhaft untersuchte Embryologie der Säugethiere auf das vollständigste ergänzt und erläutert. Hühnereier kann man jederzeit in beliebiger Menge haben und durch ihre künstliche Bebrütung die Entwickelung des Embryo Schritt für Schritt verfolgen. Hingegen ist die Entwickelungsgeschichte der Säugethiere viel schwieriger zu untersuchen, weil hier der Embryo nicht isolirt in einem grossen gelegten Ei, in einem selbstständigen Körper sich entwickelt, sondern vielmehr das kleine Ei im mütterlichen Körper eingeschlossen und bis zur Reife verborgen bleibt. Daher ist es sehr schwer, alle die einzelnen Stadien der Entwickelung behufs einer zusammenhängenden Untersuchung sich in grösserer Menge zu verschaffen, abgesehen von äusseren Gründen, wie den bedeutenden Kosten, den technischen Schwierigkeiten und mannichfaltigen anderen Hindernissen, auf welche grössere Untersuchungsreihen an befruchteten Säugethieren stossen. Deshalb ist seit jener Zeit bis auf den heutigen Tag das bebrütete Hühnchen dasjenige Object geblieben, welches bei weitem am häufigsten und genauesten untersucht wird. Besonders mit Hülfe der vervollkommneten Brütmaschinen kann man sich überall und zu jeder Zeit Hühner-Embryonen in jedem beliebigen Stadium der Entwickelung und in gewünschter Anzahl verschaffen, und so Schritt für Schritt ihre Ausbildung im Zusammenhang untersuchen.

Die Entwickelungsgeschichte des bebrüteten Hühnchens wurde nun schon gegen Ende des siebzehnten Jahrhunderts durch Malpighi so weit gefördert, und in den wesentlichsten gröberen und äusseren Verhältnissen erkannt, als es durch die unvollkommene Untersuchung mit den damaligen Mikroskopen überhaupt möglich war. Natürlich war die Vervollkommnung des Mikroskopes und der technischen Untersuchungs-Methoden eine nothwendige Vorbedingung für genauere embryologische Untersuchungen. Denn die Wirbelthier-Embryonen sind in ihren ersten Entwickelungsstadien so klein und zart, dass man ohne ein gutes Mikroskop und ohne Anwendung besonderer technischer Hülfsmittel überhaupt nicht

tiefer in ihr Erkenntniss einzudringen im Stande ist. Die Anwendung dieser Hülfsmittel und die wesentliche Verbesserung der Mikroskope erfolgte aber erst im Anfange unseres Jahrhunderts.

In der ganzen ersten Hälfte des achtzehnten Jahrhunderts, in welcher die systematische Naturgeschichte der Thiere und Pflanzen durch LINNÉ's hochberühmtes *„Systema naturae"* einen so gewaltigen Aufschwung nahm, machte die Entwickelungsgeschichte so gut wie gar keine Fortschritte. Erst im Jahre 1759 trat in CASPAR FRIEDRICH WOLFF der Genius auf, der dieser Wissenschaft eine ganz neue Wendung geben sollte. Bis auf diesen Zeitpunkt beschäftigte sich die damalige Embryologie fast ausschliesslich mit unglücklichen Versuchen, aus dem bis dahin erworbenen dürftigen Beobachtungsmaterial verschiedene Entwickelungstheorien aufzubauen.

Die Theorie, welche damals zur Geltung kam und während des ganzen vorigen Jahrhunderts fast allgemeiner Anerkennung sich erfreute, heisst gewöhnlich die Theorie der Auswickelung oder Evolution, noch besser die Theorie der Vorbildung oder Präformation [17]). Ihr wesentlicher Inhalt besteht in folgender Vorstellung: Bei der individuellen Entwickelung jedes Organismus, jedes Thieres und jeder Pflanze, und ebenso auch des Menschen, findet keinerlei wirkliche Neubildung statt; sondern bloss ein Wachsthum und eine Entfaltung von Theilen, die alle bereits seit Ewigkeit vorgebildet und fertig dagewesen sind, wenn auch nur sehr klein und in ganz zusammengefaltetem Zustande. Jeder organische Keim enthält also bereits alle Körpertheile und Organe in ihrer späteren Form, Lagerung und Verbindung präformirt oder vorgebildet; mithin ist der ganze Entwickelungsgang des Individuums, der ganze ontogenetische Process nichts weiter als eine „Evolution" im strengsten Sinne des Wortes, d. h. eine Auswickelung eingewickelter präformirter Theile. Also z. B. in jedem Hühnerei finden wir nicht etwa eine einfache Zelle, die sich theilt, deren Zellen-Generationen die Keimblätter bilden und durch vielfache Veränderung, Sonderung und Neubildung endlich den Vogelkörper zu Stande bringen; sondern in jedem Hühnerei ist von Anfang an ein vollständiges Hühnchen mit allen seinen Theilen präformirt und zusammengewickelt enthalten. Bei der Entwickelung des bebrüteten Hühnereies werden diese Theile bloss auseinander gelegt und wachsen.

Sobald diese Theorie consequent weiter ausgebildet wurde, musste sie nothwendig zur „Einschachtelungslehre" führen. Danach soll von jeder Thierart und Pflanzenart ursprünglich nur

ein Paar oder ein Individuum geschaffen worden sein; dieses eine Individuum enthielt aber bereits die Keime von sämmtlichen andern Individuen in sich eingeschachtelt, die von dieser Art jemals gelebt haben und später noch leben werden. Da zu jener Zeit das Alter der Erde, entsprechend der biblischen Schöpfungsgeschichte, allgemein auf fünf- bis sechstausend Jahre geschätzt wurde, glaubte man ungefähr berechnen zu können, wie viel Keime von jeder Organismenart während dieses Zeitraums gelebt und also bereits in dem ersten „geschaffenen" Individuum der Species eingeschachtelt existirt hatten. Auch auf den Menschen wurde diese Theorie mit logischer Conseqnenz ausgedehnt und demgemäss behauptet, dass unsere gemeinsame Stammmutter Eva in ihrem Eierstock bereits die Keime von sämmtlichen Menschenkindern in einander geschachtelt enthalten habe.

Zunächst bildete sich diese Einschachtelungstheorie in der Weise aus, dass man, wie gesagt, die weiblichen Individuen als die in einander geschachtelten Schöpfungswesen ansah. Man glaubte, von jeder Species sei ursprünglich nur ein Pärchen geschaffen worden; das weibliche Individuum habe aber bereits in seinem Eierstock die sämmtlichen Keime aller Individuen beiderlei Geschlechts in sich eingeschachtelt enthalten, die überhaupt von dieser Art sich entwickeln sollten. Ganz anders gestaltete sich aber die Präformations-Theorie, als der holländische Mikroskopiker LEEUWENHOEK im Jahre 1690 die menschlichen Zoospermien oder Samenfäden entdeckte, und nachwies, dass in der schleimigen Flüssigkeit des Sperma oder des männlichen Samens eine grosse Masse von äusserst feinen, lebhaft beweglichen Fäden existiren (vgl. Fig. 19 im VII. Vortrag). Diese überraschende Entdeckung wurde sofort dahin gedeutet, dass die lebendigen, munter in der Samenflüssigkeit umherschwimmenden Körperchen wahre Thiere, und zwar die vorgebildeten Keime der künftigen Generation seien. Wenn bei der Befruchtung die beiderlei Zeugungsstoffe, männliche und weibliche, zusammenkommen, sollten diese fadenförmigen „Samenthierchen" in den fruchtbaren Boden des Eikörpers eindringen und hier, wie das Samenkorn der Pflanze im fruchtbaren Erdboden, zur Auswickelung gelangen. Jedes einzelne Samenthierchen des Menschen ist demnach bereits ein Homunculus, ein kleiner ganzer Mensch: alle einzelnen Körpertheile sind in demselben bereits vollständig vorgebildet, und erleiden nur eine einfache Auswickelung und Vergrösserung, sobald sie in den dafür günstigen Boden des weiblichen Eies gelangen. Auch diese Theorie wurde consequent dahin ausgebildet, dass in

jedem einzeln fadenförmigen Körper die sämmtlichen folgenden Generationen seiner Nachkommen in äusserster Feinheit und winzigster Grösse sich eingeschachtelt befänden. Die Samendrüse oder der Hoden des Adam enthielt also bereits die Keime aller Menschenkinder, die unseren Erd-Planeten jemals bevölkert haben, gegenwärtig bewohnen und in aller Zukunft, „bis zum Ende der Welt", beleben werden.

Natürlich musste diese „männliche Einschachtelungslehre" sich der bisher gültigen weiblichen von Anfang an schroff gegenüberstellen. Das Gemeinsame beider bestand nur in der falschen Vorstellung, dass überhaupt vielfach in einander geschachtelte Keime von zahllosen Generationen fertig vorgebildet in jedem Organismus existiren; eine Vorstellung, die eigentlich auch der wunderlichen Prolepsis-Theorie von Linné zu Grunde lag. Die beiden entgegengesetzten Einschachtelungs-Theorien begannen alsbald sich lebhaft zu befehden; und es entstanden in der Physiologie des achtzehnten Jahrhunderts zwei grosse, scharf getrennte Heerlager, die sich auf das schroffste gegenüberstanden und heftig bekämpften: die Animalculisten und die Ovulisten. Der Streit zwischen diesen Parteien muss uns heutzutage sehr belustigend erscheinen, da die Theorie der einen ebenso vollständig in der Luft schwebt, wie die der anderen. Wie Alfred Kirchhoff in seiner vortrefflichen biographischen Skizze von Wolff sagt, „liess sich dieser Streit ebenso wenig entscheiden, wie die Frage, ob die Engel in dem östlichen oder westlichen Himmelsraume wohnen".

Die Animalculisten oder die Sperma-Gläubigen hielten die beweglichen Samenfäden für die wahren Thierkeime und stützten sich dabei einerseits auf die lebhafte Bewegung, anderseits auf die Form dieser Samenthierchen. Diese zeigen nämlich beim Menschen, wie bei der grossen Mehrzahl der übrigen Thiere, einen länglichrunden, eiförmigen oder birnförmigen Kopf, ein dünnes Mittelstück und einen äusserst dünnen, haarfein ausgezogenen und sehr langen Schwanz (Fig. 19). In Wahrheit ist das ganze Gebilde nur eine einfache Zelle, und zwar eine Geisselzelle; der Kopf ist der Zellenkern, umgeben von etwas Zellsubstanz, die sich in das dünnere Mittelstück und den haarfeinen, beweglichen Schwanz fortsetzt; letzterer ist der „Geissel" oder dem Flimmerfaden anderer Geisselzellen gleichbedeutend. Die Animalculisten aber hielten den Kopf für einen wahren Thierkopf und den übrigen Körper für einen ausgebildeten Thierkörper. Vorzüglich waren es Leeuwenhoek, Hart-

SOEKER und SPALLANZANI, welche diese phantastische „Prädelineations-Theorie" vertheidigten.

Die entgegengesetzte Partei, die Ovulisten (Ovisten) oder Ei-Gläubigen, die an der älteren Evolutions-Theorie festhielten, behaupteten dagegen, dass das Ei der wahre Thierkeim sei, und dass die Zoospermien bei der Befruchtung nur den Anstoss zur Auswickelung des Eies gäben, in welchem alle Generationen in einander eingeschachtelt zu finden wären. Diese Ansicht blieb während des ganzen vorigen Jahrhunderts bei der grossen Mehrzahl der Biologen in unbestrittener Geltung, trotzdem WOLFF schon 1759 das völlig Unbegründete derselben nachwies. Vorzüglich verdankte sie ihre Geltung dem Umstande, dass die berühmtesten Autoritäten der damaligen Biologie und Philosophie sich zu ihren Gunsten erklärten, unter ihnen namentlich HALLER, BONNET und LEIBNIZ.

ALBRECHT VON HALLER, Professor in Göttingen, der oft der Vater der Physiologie genannt wird, war ein sehr gelehrter und vielseitig gebildeter Mann; aber in Bezug auf tiefere Auffassung der Natur-Erscheinungen nahm er keineswegs eine sehr hohe Stufe ein, und hat sich am besten selbst charakterisirt in dem berühmten und viel citirten Ausspruche: „Ins Innere der Natur dringt kein erschaffener Geist — glückselig, wem sie nur die äussere Schale weist!" Die beste Antwort auf diese „schale" Naturbetrachtung hat GOETHE in dem herrlichen Gedicht gegeben, das mit den Worten schliesst:

„Natur hat weder Kern noch Schale,
Alles ist sie mit einem Male!
Dich prüfe Du nur allermeist,
Ob Du Kern oder Schale seist!"

Doch hat es trotzdem auch neuerdings nicht an Versuchen gefehlt, HALLER's „schalen" Standpunkt zu vertheidigen: insbesondere hat WILHELM HIS denselben bewundernd in Schutz genommen.

HALLER vertrat die Evolutions-Theorie in seinem berühmten Hauptwerke, den „*Elementa Physiologiae*", auf das entschiedenste mit den Worten: „Es giebt kein Werden! (*Nulla est epigenesis!*). Kein Theil im Thierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen (*Nulla in corpore animali pars ante aliam facta est, et omnes simul creatae existunt*)." Er leugnete also eigentlich jede wahre Entwickelung in natürlichem Sinne, und ging darin sogar so weit, dass er selbst beim neugeborenen Knaben die Existenz des Bartes, beim geweihlosen Hirschkalbe die Existenz des Geweihes behauptete; alle Theile sollten schon fertig da sein und nur dem menschlichen Auge vor-

läufig verborgen sein. Haller berechnete sogar die Zahl der Menschen, welche Gott am sechsten Tage seines Schöpfungswerkes auf einmal geschaffen und im Eierstock der Mutter Eva eingeschachtelt hatte. Er taxirt sie auf 200,000 Millionen, indem er die Zeit seit der Erschaffung der Welt auf 6000 Jahre, das durchschnittliche Menschenalter auf 30 Jahre und die Zahl der gleichzeitig lebenden Menschen auf 1000 Millionen anschlägt. Und allen diesen blühenden Unsinn nebst den daraus gezogenen Consequenzen vertheidigt der berühmte Haller auch dann noch mit bestem Erfolge, nachdem bereits der tiefblickende Wolff die wahre Epigenesis entdeckt und durch Beobachtung bewiesen hatte!

Unter den Philosophen war es vor Allen der hochberühmte Leibniz, der die Präformations-Theorie annahm und durch seine grosse Autorität, wie durch seine geistreiche Darstellung, ihr zahlreiche Anhänger zuführte. Gestützt auf seine Monadenlehre, wonach Seele und Leib sich in ewig unzertrennlicher Gemeinschaft befinden und in ihrer Zweieinigkeit das Individuum, die „Monade“ bilden, wendete Leibniz die Einschachtelungs-Theorie ganz folgerichtig auch auf die Seele an, und leugnete für diese eine wahre Entwickelung ebenso wie für den Körper. In seiner Theodicee sagt er z. B.: „So sollte ich meinen, dass die Seelen, welche eines Tages menschliche Seelen sein werden, im Samen, wie jene von anderen Species, dagewesen sind, dass sie in den Voreltern bis auf Adam, also seit dem Anfang der Dinge, immer in der Form organisirter Körper existirt haben.“

Die wichtigsten thatsächlichen Stützen schien die Einschachtelungs-Theorie durch die Beobachtungen eines ihrer eifrigsten Anhänger, Bonnet, zu erhalten. Dieser entdeckte 1745 zuerst bei den Blattläusen die sogenannte „Jungfernzeugung“ oder Parthenogenesis, eine interessante Art der Fortpflanzung, die neuerdings bei vielen verschiedenen Gliederthieren, namentlich Krebsen und Insecten durch Siebold und Andere nachgewiesen worden ist[16]. Bei diesen und anderen niederen Thieren gewisser Gattungen kann das Weibchen sich mehrere Generationen hindurch fortpflanzen, ohne von einem Männchen befruchtet worden zu sein. Man nennt solche Eier, die zu ihrer Entwickelung der Befruchtung nicht bedürfen, „falsche Eier“, Pseudova oder Sporen. Bonnet beobachtete nun zum ersten Male, dass eine weibliche Blattlaus, welche er in klösterlicher Zucht vollständig abgeschlossen und vor jeder männlichen Gemeinschaft geschützt hatte, nach viermaliger Häutung am elften Tage eine lebendige Tochter, innerhalb der nächsten zwanzig Tage sogar noch

94 Töchter gebar, und dass diese alle, ohne jemals mit einem Männchen zusammen zu kommen, sich alsbald wieder auf dieselbe jungfräuliche Weise vermehrten. Da schien nun allerdings der handgreifliche Beweis für die Wahrheit der Einschachtelungs-Theorie, und zwar im Sinne der Ovulisten, vollständig geliefert zu sein; und es war nicht wunderbar, dass dieselbe nun fast allgemeine Anerkennung fand.

So stand die Sache, als plötzlich im Jahre 1759 der jugendliche Caspar Friedrich Wolff auftrat und mit seiner neuen Epigenesis-Theorie den gesammten Präformations-Theorien den Todesstoss gab. Wolff war 1733 zu Berlin geboren, der Sohn eines Schneiders, und machte seine naturwissenschaftlichen und medicinischen Studien zunächst in Berlin am Collegium medico-chirurgicum unter dem berühmten Anatomen Meckel, später in Halle. Hier bestand er im 26. Lebensjahre seine Doctorprüfung, und vertheidigte am 28. November 1759 in seiner Doctordissertation die neue Lehre von der wahren Entwickelung, die „Theoria generationis" auf Grund der Epigenesis. Diese Dissertation gehört trotz ihres geringen Umfanges und ihrer schwerfälligen Sprache zu den werthvollsten Schriften im ganzen Gebiete der biologischen Litteratur. Sie ist ebenso ausgezeichnet durch die Fülle der neuen und sorgfältigen Beobachtungen, wie durch die weit reichenden und höchst fruchtbaren Ideen, welche überall aus den Beobachtungen abgeleitet und zu einer lichtvollen und durchaus naturwahren Theorie der Entwickelung verknüpft sind. Trotzdem hatte diese merkwürdige Schrift zunächst gar keinen Erfolg. Obgleich die naturwissenschaftlichen Studien in Folge der von Linné gegebenen Anregung zu jener Zeit mächtig emporblühten, obgleich Botaniker und Zoologen bald nicht mehr nach Dutzenden, sondern nach Hunderten zählten, bekümmerte sich doch fast Niemand um Wolff's Theorie der Generation. Die Wenigen aber, die sie gelesen hatten, hielten sie für grundfalsch, so besonders Haller. Obgleich Wolff durch die exactesten Beobachtungen die Wahrheit der Epigenesis bewies und die in der Luft schwebenden Hypothesen der Präformations-Theorie widerlegte, blieb dennoch der „exacte" Physiologe Haller der eifrigste Anhänger der letzteren und verwarf die richtige Lehre von Wolff mit seinem dictatorischen Machtspruche: *Nulla est epigenesis!* Kein Wunder, wenn die ganze Gesellschaft der physiologischen Gelehrten in der zweiten Hälfte des achtzehnten Jahrhunderts sich dem Machtspruche dieses physiologischen Papstes unterwarf und die Epigenesis als gefährliche Neuerung bekämpfte.

Mehr als ein halbes Jahrhundert musste vergehen, bis WOLFF's Arbeiten die verdiente Anerkennung fanden. Erst nachdem MECKEL im Jahre 1812 eine andere höchst wichtige Schrift WOLFF's: „Ueber die Bildung des Darmcanals" (aus dem Jahre 1768) in's Deutsche übersetzt und auf die ausserordentliche Bedeutung derselben aufmerksam gemacht hatte, fing man an, sich wieder mit ihm zu beschäftigen; und doch war dieser bereits verschollene Schriftsteller unter allen Naturforschern des vorigen Jahrhunderts am tiefsten in das Verständniss des lebendigen Organismus eingedrungen.

So unterlag denn damals, wie es so oft in der Geschichte der menschlichen Erkenntniss zu geschehen pflegt, die emporstrebende neue Wahrheit dem übermächtigen Irrthum, der durch die Macht der Autorität getragen wurde. Die sonnenklare Erkenntniss der Epigenesis vermochte den dichten Nebel des Präformationsdogma nicht zu durchdringen, und ihr genialer Entdecker wurde im Kampf um die Wahrheit von der Uebermacht der Feinde besiegt. Jeder weitere Fortschritt in der Entwickelungsgeschichte war damit vorläufig gehemmt. Das bleibt um so mehr zu bedauern, als WOLFF bei seiner ungünstigen äusseren Stellung dadurch schliesslich gezwungen wurde, sein deutsches Vaterland zu verlassen. Von vornherein mittellos, hatte er nur unter grossen äusseren Bedrängnissen seine klassische Arbeit vollenden können und war dann genöthigt, sich als praktischer Arzt sein Brod zu verdienen. Während des siebenjährigen Krieges war er in den Lazarethen in Schlesien thätig, hielt in dem Breslauer Feldlazareth ausgezeichnete Vorlesungen über Anatomie, und erregte dadurch die Aufmerksamkeit des hochgestellten Directors des Lazarethwesens, COTHENIUS. Nach abgeschlossenem Frieden versuchte dieser hohe Gönner, WOLFF in Berlin eine Lehrstelle zu verschaffen. Indessen scheiterte dies an der Engherzigkeit der Professoren des Berliner Collegium medico-chirurgicum, welche jedem Fortschritt auf wissenschaftlichem Gebiet abgeneigt waren. Die Theorie der Epigenesis wurde von diesem hochgelehrten Collegium als die gefährlichste Ketzerei verfolgt, ähnlich wie noch vor einem Decennium die Descendenz-Theorie. Obgleich COTHENIUS und andere Berliner Gönner sich warm für WOLFF verwendeten, so war es doch nicht möglich, ihm auch nur die Erlaubniss zu verschaffen, öffentliche Vorlesungen über Physiologie in Berlin zu halten. Die Folge davon war, dass WOLFF sich gezwungen sah, einem ehrenvollen Rufe zu folgen, welchen die Kaiserin Katharina von Russland 1766 an ihn richtete. Er ging nach Petersburg, wo er noch 27 Jahre seinen Forschungen lebte [19].

Der Fortschritt, den Wolff in der gesammten Biologie herbeiführte, war grossartig. Die Masse von neuen wichtigen Beobachtungen und von fruchtbaren grossen Ideen, welche in seinen Schriften angehäuft sind, ist so gewaltig, dass wir erst allmählich im Laufe unseres Jahrhunderts gelernt haben, ihren vollen Werth zu würdigen und ihre Bedeutung richtig zu verstehen. Nach den verschiedensten Richtungen hin hat Wolff der biologischen Erkenntniss die richtige Bahn gebrochen. Erstens und vor Allem hat er durch die Theorie der Epigenesis überhaupt zum ersten Male das Verständniss vom wahren Wesen der organischen Entwickelung geöffnet. Er wies überzeugend nach, dass die Entwickelung jedes Organismus aus einer Kette von Neubildungen besteht, und dass weder im Ei noch im männlichen Samen eine Spur von der Form des ausgebildeten Organismus existirt. Vielmehr sind dies einfache Körper, welche eine ganz andere Bedeutung haben. Der Keim oder Embryo, welcher sich daraus entwickelt, ist nach seiner inneren Zusammensetzung und äusseren Configuration von dem ausgebildeten Organismus völlig verschieden. Nirgends haben wir es da mit vorgebildeten oder präformirten Theilen zu thun, nirgends mit Einschachtelung. Wir können heutzutage diese Theorie der Epigenesis kaum mehr Theorie nennen, weil wir uns von der Richtigkeit der Thatsache völlig überzeugt haben und dieselbe jeden Augenblick mit Hülfe des Mikroskopes demonstriren können.

Den ausführlichen empirischen Beweis für die Epigenesis-Theorie lieferte Wolff in seiner klassischen Abhandlung „Ueber die Bildung des Darmcanals“ (1768). Im ausgebildeten Zustande ist der Darmcanal des Huhnes ein sehr zusammengesetztes, langes Rohr, an welchem Lungen, Leber, Speicheldrüsen und zahlreiche kleinere Drüsen anhängen. Wolff zeigte nun, dass beim Hühner-Embryo in der ersten Zeit der Bebrütung von diesem zusammengesetzten Rohre mit allen seinen mannigfaltigen Theilen noch gar keine Spur vorhanden ist, sondern statt dessen ein flacher, blattförmiger Körper; und dass überhaupt der ganze Embryo-Körper in frühester Zeit die Gestalt eines flachen, länglichrunden Blattes besitzt. Wenn man bedenkt, wie schwierig damals, mit den schlechten Mikroskopen des vorigen Jahrhunderts, eine genauere Untersuchung von so ausserordentlich feinen und zarten Verhältnissen, wie der ersten blattförmigen Anlage des Vogelkörpers, war, so muss man die seltene Beobachtungsgabe Wolff's bewundern, der gerade in diesem dunkelsten Theile der Embryologie schon die wichtigsten Erkenntnisse thatsächlich feststellte. Er gelangte gerade durch

diese sehr schwierige Untersuchung zu der richtigen Anschauung, dass bei allen höheren Thieren, wie bei den Vögeln, der ganze Embryokörper eine Zeit lang eine flache, dünne, blattförmige Scheibe darstellt; anfangs ist diese einfach, dann aber aus mehreren Schichten zusammengesetzt. Die tiefste von diesen Schichten oder Blättern ist der Darmcanal, dessen Entwickelung Wolff von Anfang an bis zu seiner Vollendung vollständig verfolgte. Er wies nach, wie die blattförmige Anlage desselben zuerst zu einer Rinne wird, wie die Ränder dieser Rinne sich gegen einander krümmen und zu einem geschlossenen Canale verwachsen, und wie endlich zuletzt an diesem Rohre die beiden äusseren Oeffnungen (Mund und After) entstehen.

Aber auch die wichtige Thatsache entging Wolff nicht, dass in ganz ähnlicher Weise auch die übrigen Organ-Systeme des Körpers aus blattförmigen Anlagen sich zu Röhren gestalten. Auch das Nervensystem, das Muskelsystem, das Gefässsystem mit allen den verschiedenen dazu gehörigen Organen entwickelt sich ebenso aus einer einfachen blattförmigen Anlage, wie das Darmsystem. Und so kommt Wolff schon 1768 zu der bedeutungsvollen Erkenntniss, welche erst ein halbes Jahrhundert später Pander zu der fundamentalen „Keimblätter-Theorie“ gestaltete. Der Satz, in welchem Wolff den Grundgedanken der letzteren ausspricht, ist so merkwürdig, dass wir ihn hier wörtlich anführen: „Diese nicht etwa eingebildete, sondern auf den sichersten Beobachtungen begründete und höchst wunderbare Analogie von Theilen, die in der Natur so sehr von einander abweichen, verdient die Aufmerksamkeit der Physiologen im höchsten Grade, indem man leicht zugeben wird, dass sie einen tiefen Sinn hat und in der engsten Beziehung mit der Erzeugung und mit der Natur der Thiere steht. Es scheint, als würden zu verschiedenen Malen hinter einander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Thier wird, gebildet; und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine eigenthümliche bestimmte Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus. Darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss den ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die als allen Systemen gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmcanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes

Ganzes, den drei ersten ähnlich erscheint." Mit dieser höchst wichtigen Entdeckung legte WOLFF bereits den ersten Grund zu der fundamentalen „Keimblätter-Theorie", die durch PANDER (1817) und BAER (1828) erst viel später vollständig entwickelt wurde. Wörtlich sind allerdings WOLFF's Sätze nicht richtig; allein er näherte sich mit denselben der Wahrheit schon so weit, als es überhaupt damals möglich war und von ihm erwartet werden konnte.

Einen grossen Theil seiner umfassenden Natur-Anschauung verdankt WOLFF dem Umstande, dass er ein ebenso ausgezeichneter Botaniker als Zoologe war. Er untersuchte gleichzeitig auch die Entwickelungsgeschichte der Pflanzen, und begründete zuerst im Gebiete der Botanik diejenige Lehre, welche später GOETHE in seiner geistreichen Schrift von der Metamorphose der Pflanzen ausführte. WOLFF hat zuerst nachgewiesen, dass sich alle verschiedenen Theile der Pflanzen auf das Blatt als gemeinsame Grundlage oder als „Fundamentalorgan" zurückführen lassen. Die Blüthe und die Frucht mit allen ihren Theilen bestehen nur aus umgewandelten Blättern. Diese Erkenntniss musste WOLFF um so mehr überraschen, als er auch bei den Thieren, ebenso wie bei den Pflanzen, eine einfache blattförmige Anlage als die erste Form des embryonalen Körpers entdeckte.

So finden wir demnach bei WOLFF bereits die deutlichen Keime derjenigen Theorien, welche erst viel später andere geniale Naturforscher zur Grundlage des morphologischen Verständnisses vom Thier- und Pflanzenkörper erheben sollten. Noch höher wird aber unsere Bewunderung für diesen erhabenen Genius steigen, wenn wir in ihm sogar dem ersten Vorläufer der berühmten Zellentheorie begegnen. In der That hat WOLFF bereits, wie HUXLEY zuerst zeigte, eine deutliche Ahnung von dieser fundamentalen Theorie gehabt, indem er kleine mikroskopische Bläschen als die Elementartheile ansah, aus denen sich die Keimblätter aufbauten.

Endlich ist noch besonders auf den mechanistischen Charakter der tiefen philosophischen Reflexionen aufmerksam zu machen, welche WOLFF überall an seine bewunderungswürdigen Beobachtungen knüpfte. WOLFF war ein grosser monistischer Naturphilosoph im besten Sinne des Wortes. Freilich wurden seine philosophischen Untersuchungen ebenso wie seine empirischen über ein Jahrhundert hindurch ignorirt. Um so mehr wollen wir hervorheben, dass sich dieselben streng in jener allein berechtigten Bahn der Philosophie bewegten, welche wir die monistische nennen.

Dritter Vortrag.

Die neuere Keimesgeschichte.

„Die Entwickelungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper. Bei jedem Schritte findet sie ihre Anwendung, und alle Vorstellungen, welche wir von den gegenseitigen Verhältnissen der organischen Körper haben, werden den Einfluss unserer Kenntniss der Entwickelungsgeschichte erfahren. Es wäre eine fast endlose Arbeit, den Beweis für alle Zweige der Forschung führen zu wollen."

Karl Ernst von Baer (1828).

Christian Pander (1817). Karl Ernst von Baer (1828). Robert Remak (1850). Keimblätter-Theorie. Schichtung des Thierkörpers. Parablasten-Theorie. Symbiose der Wirbelthiere. Gastraea-Theorie.

Inhalt des dritten Vortrages.

Karl Ernst von Baer als der bedeutendste Nachfolger Wolff's. Die Würzburger Embryologenschule: Döllinger, Pander, Baer. Pander's Keimblätter-Theorie. Vollständige Ausbildung derselben durch Baer. Der scheibenförmige Keim zerfällt zunächst in zwei Keimblätter, welche beide sich wieder in je zwei Schichten spalten. Aus dem äusseren oder animalen Keimblatt entsteht die Hautschicht und die Fleischschicht. Aus dem inneren oder vegetativen Keimblatt entsteht die Gefässschicht und die Schleimschicht. Die Bedeutung der Keimblätter. Die Umwandlung derselben in Röhren. Baer's Entdeckung des menschlichen Eies, der Keimblase und des Axenstabes. Die vier Typen der Entwickelung in den vier Hauptgruppen des Thierreichs. Das Baer'sche Gesetz vom Typus der Entwickelung und vom Grade der Ausbildung. Erklärung dieses Gesetzes durch die Selectionstheorie. Baer's Nachfolger: Rathke, Johannes Müller, Bischoff, Kölliker. Die Zellentheorie: Schleiden, Schwann. Anwendung derselben auf die Ontogenie: Robert Remak. Rückschritte der Ontogenie: Reichert und His. Die mechanischen Entwickelungs-Theorien von Wilhelm His: Schneider-Theorie und Parablasten-Theorie. Hauptkeim und Nebenkeim. Die Symbiose der Wirbelthiere. Mechanische Erklärung der ontogenetischen Processe. Gastraea-Theorie. Homologie der beiden primären Keimblätter. Protozoen und Metazoen. Coelenterien und Coelomarien. Coelom-Theorie von Hertwig. Die vier secundären Keimblätter. Fortschritte der neueren Ontogenie.

Litteratur:

Carl Ernst von Baer, 1828. *Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.*

Robert Remak, 1850. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere.*

Albert Kölliker, 1861. *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere* (*II. Aufl.* 1884).

Ernst Haeckel, 1866. *Generelle Ontogenie* (*Allgemeine Entwickelungsgeschichte der organischen Individuen*). *V. Buch der „Generellen Morphologie“* (*Bd II, p.* 1—300).

Francis Balfour, 1880 *Handbuch der vergleichenden Embryologie.*

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere* (*III. Aufl.* 1891).

Korschelt *und* **Heider**, 1890. *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere.*

III.

Meine Herren!

Wenn wir in unserer historischen Uebersicht über den Entwickelungsgang der menschlichen Ontogenie verschiedene Hauptabschnitte unterscheiden wollen, so können wir deren füglich drei nennen. Der erste Abschnitt hat uns im vorigen Vortrage beschäftigt und umfasst die gesammte Vorbereitungsperiode der embryologischen Untersuchungen: er reicht von Aristoteles bis auf Caspar Friedrich Wolff, bis zum Jahre 1759, in dem die grundlegende *Theoria generationis* erschien. Der zweite Abschnitt, mit dem wir uns heute beschäftigen wollen, dauert genau ein Jahrhundert, nämlich bis zum Erscheinen des Darwin'schen Werkes über den Ursprung der Arten, welches 1859 die gesammte Biologie und vor allem die Ontogenie in ihren Fundamenten umgestaltete. Die dritte Periode würde von Darwin erst ihren Ausgang nehmen. Wenn wir der zweiten Periode demnach gerade die Dauer eines Jahrhunderts zuschreiben, so ist das insofern nicht ganz richtig, als das Wolff'sche Werk ein halbes Jahrhundert hindurch, bis zum Jahre 1812, fast ganz unbeachtet blieb. Während dieser ganzen Zeit, während 53 Jahren, erschien auch nicht ein einziges Buch, welches auf der von Wolff erschlossenen Bahn fortgeschritten wäre und welches seine Entwickelungstheorie weiter ausgeführt hätte. Nur gelegentlich wurden die vollkommen richtigen und unmittelbar auf Beobachtung der Thatsachen gegründeten Anschauungen Wolff's erwähnt, aber als irrthümlich verworfen; die Gegner desselben, die Anhänger der damals herrschenden, falschen Präformationstheorie, würdigten ihn nicht einmal einer Widerlegung. Diese ungerechte Verkennung ist hauptsächlich der ausserordentlichen Autorität des berühmten Albrecht von Haller zu verdanken; sie ist eines der erstaunlichsten Beispiele für den Einfluss, welchen eine mächtige Autorität als solche gegenüber der klaren Erkenntniss der Thatsachen auf lange Zeit hin auszuüben vermag.

Die allgemeine Unbekanntschaft mit Wolff's Werken ging so weit, dass im Anfange unseres Jahrhunderts zwei Naturphilosophen, Oken (1806) und Kieser (1810), selbständige Untersuchungen über die Entwickelung des Darms beim Hühnchen anstellen und auf die richtige Spur der Ontogenie kommen konnten, ohne von der wichtigen Arbeit Wolff's über denselben Gegenstand etwas zu wissen; sie traten in seine Fusstapfen, ohne es zu ahnen. Das lässt sich leicht durch die Thatsache beweisen, dass sie nicht so weit kamen, wie Wolff selbst. Erst als im Jahre 1812 Meckel das Buch Wolff's über die Entwickelung des Darmcanals in's Deutsche übersetzt und auf seine hohe Bedeutung hingewiesen hatte, wurden plötzlich den anatomischen und physiologischen Gelehrten die Augen geöffnet. Bald darauf sehen wir eine ganze Anzahl von Biologen damit beschäftigt, von neuem embryologische Untersuchungen anzustellen und Wolff's Theorie der Epigenesis auszubauen.

Die Universität Würzburg war der Ort, von welchem diese Neubelebung der Ontogenie und die weitere Fortbildung der Epigenesis-Theorie ausging. Dort lehrte damals ein ausgezeichneter Biologe, Döllinger, der Vater des berühmten Münchener Theologen, der in unseren Tagen durch seine Opposition gegen das neue Dogma der päpstlichen Unfehlbarkeit sich so hohe Verdienste erworben hat. Döllinger war ein ebenso denkender Naturphilosoph, als genau beobachtender Biologe; er hegte für die Entwickelungsgeschichte das grösste Interesse und beschäftigte sich viel mit derselben. Doch hat er selbst keine grössere Arbeit auf diesem Gebiete zu Stande gebracht. Da kam im Jahre 1816 ein junger, eben promovirter Doctor der Medicin nach Würzburg, den wir gleich als den bedeutendsten Nachfolger Wolff's kennen lernen werden, Karl Ernst von Baer. Die Gespräche, welche dieser mit Döllinger über Entwickelungsgeschichte führte, wurden die Veranlassung zu ausgedehnten neuen Untersuchungen. Der letztere sprach nämlich den Wunsch aus, dass unter seiner Leitung ein junger Naturforscher von neuem selbständige Beobachtungen über die Entwickelung des Hühnchens während der Bebrütung des Eies in Angriff nehmen möge. Da weder er selbst noch Baer über die ziemlich bedeutenden Geldmittel verfügte, welche damals eine Brütmaschine und die Verfolgung des bebrüteten Eies, sowie die für unerlässlich gehaltene genaue Abbildung der beobachteten Entwickelungsstadien durch einen geübten Künstler erforderten, so wurde die Ausführung der Untersuchung Christian Pander übertragen, einem begüterten Jugendfreunde Baer's, welchen dieser

bewogen hatte, nach Würzburg zu kommen. Für die Anfertigung der nöthigen Kupfertafeln wurde ein geschickter Künstler, Dalton, gewonnen.

Da bildete sich, wie Baer sagt, „jene für die Naturwissenschaft ewig denkwürdige Verbindung, in welcher ein in physiologischen Forschungen ergrauter Veteran (Döllinger), ein von Eifer für die Wissenschaft glühender Jüngling (Pander) und ein unvergleichlicher Künstler (Dalton) sich verbanden, um durch vereinte Kräfte eine feste Grundlage für die Entwickelungsgeschichte des thierischen Organismus zu gewinnen". In kurzer Zeit wurde die Entwickelungsgeschichte des Hühnchens, an welcher Baer zwar nicht unmittelbar, aber doch mittelbar den lebhaftesten Antheil nahm, so weit gefördert, dass Pander bereits in seiner 1817 erschienenen Dissertation [20]) zum ersten Male feste Grundzüge der Entwickelungsgeschichte des Hühnchens auf dem Fundamente von Wolff's Theorie entwerfen konnte; er hat zuerst die von Letzterem vorbereitete Keimblätter-Theorie klar ausgesprochen und die von ihm geahnte Entwickelung der zusammengesetzten Organsysteme aus einfachen blattförmigen Primitivorganen durch die Beobachtung nachgewiesen. Nach Pander zerfällt die blattförmige Keimanlage des Hühnereies schon vor der zwölften Stunde der Bebrütung in zwei verschiedene Schichten, ein äusseres seröses Blatt und ein inneres muköses Blatt (oder Schleimblatt); zwischen beiden entwickelt sich später eine dritte Schicht, das Gefässblatt.

Karl Ernst von Baer, welcher zu Pander's Untersuchungen wesentlich mit Veranlassung gegeben und nach seinem Weggange von Würzburg das lebhafteste Interesse dafür bewahrt hatte, begann seine eigenen, viel umfassenderen Forschungen 1819. Als reife Frucht derselben veröffentlichte er nach neun Jahren sein berühmtes Werk über „Entwickelungsgeschichte der Thiere; Beobachtung und Reflexion". Noch heute gilt dieses klassische Buch mit Recht für ein wahres Muster von sorgfältiger empirischer Beobachtung, verbunden mit geistvoller philosophischer Speculation. Der erste Theil erschien im Jahre 1828, der zweite neun Jahre später, im im Jahre 1837 [21]). Baer's Werk blieb das sichere Fundament, auf welchem die ganze nachfolgende Entwickelungsgeschichte bis auf den heutigen Tag fortgebaut hat. Er überflügelte seine Vorgänger, namentlich auch Pander so weit, dass es nächst den Wolff'schen Arbeiten als die wichtigste Basis der neueren Ontogenie zu betrachten ist. Da nun Baer zu den grössten Naturforschern unseres Jahrhunderts zählt und auch auf andere Zweige der Biologie einen

höchst fördernden Einfluss ausgeübt hat, so dürfte es von Interesse sein, über seine äusseren Lebensschicksale einige Mittheilungen hier einzufügen.

Karl Ernst von Baer ist 1792 in Esthland auf Piep, dem kleinen Gute seines Vaters, geboren. Er machte seine Studien von 1810 bis 1814 in Dorpat und ging dann nach Würzburg, wo Döllinger ihn nicht allein in die vergleichende Anatomie und Ontogenie einführte, sondern auch namentlich durch seine naturphilosophische Richtung höchst befruchtend und anregend auf ihn wirkte. Von Würzburg kam Baer nach Berlin, und dann, einer Aufforderung des Physiologen Burdach folgend, nach Königsberg, wo er mit einigen Unterbrechungen bis 1834 Vorlesungen über Zoologie und Entwickelungsgeschichte hielt und seine wichtigsten Arbeiten vollendete. Im Jahre 1834 ging er nach Petersburg als Mitglied der dortigen Akademie, verliess aber hier fast gänzlich sein früheres Arbeitsfeld und beschäftigte sich mit verschiedenen, von diesem weit abliegenden naturwissenschaftlichen Forschungen, namentlich mit geographischen, geologischen, ethnographischen und anthropologischen Untersuchungen. Seine letzten Lebensjahre brachte er in Dorpat zu, wo er 1876 starb. Bei weitem seine bedeutendsten Arbeiten sind diejenigen über die Entwickelungsgeschichte der Thiere; sie wurden fast alle in Königsberg gefertigt, wenn auch theilweise erst später veröffentlicht. Die Verdienste derselben sind, ebenso wie die der Wolff'schen Schriften, sehr vielseitig und erstrecken sich über das ganze Gebiet der Ontogenie nach den verschiedensten Richtungen hin.

Zunächst bildete Baer die fundamentale Keimblätter-Theorie im Ganzen wie im Einzelnen so klar und vollständig durch, dass dieselbe seitdem allgemein als der nothwendige Ausgangspunkt für alle ontogenetischen Forschungen gilt. Baer nahm an, dass bei allen Wirbelthieren in derselben Weise zuerst zwei, und darauf vier Keimblätter sich bilden; und dass durch deren Umwandlung in Röhren die ersten Fundamental-Organe des Körpers entstehen. Nach Baer ist die erste Anlage des Wirbelthierkörpers, welche auf dem kugeligen Dotter des befruchteten Eies sichtbar wird, eine länglich-runde Scheibe, die sich zunächst in zwei Blätter oder Schichten spaltet. Aus der oberen Schicht oder dem animalen Blatte entwickeln sich alle Organe, welche die Erscheinungen des animalen Lebens bewirken: die Functionen der Empfindung, der Bewegung, der Deckung des Körpers. Aus der unteren Schicht oder dem vegetativen Blatte gehen alle die Organe hervor, welche die Vegetation des Körpers vermitteln,

die Lebenserscheinungen der Ernährung, der Verdauung, der Blutbildung und der Athmung; ferner die Funktionen der Absonderung, der Fortpflanzung u. s. w.

Jedes dieser beiden ursprünglichen Keimblätter spaltet sich nach Baer wieder in zwei dünnere, über einander liegende Blätter oder Lamellen. Die beiden Lamellen des oberen oder animalen Blattes nennt er Hautschicht und Fleischschicht. Aus der oberflächlichsten dieser beiden Lamellen, aus der Hautschicht, bildet sich die äussere Haut, die Bedeckung des Körpers, und das Central-Nervensystem, das Rückenmarks-Rohr, Gehirn und Sinnesorgane. Aus der darunter gelegenen Fleischschicht entwickeln sich die Muskeln oder Fleischtheile und das innere Knochengerüst, kurz die Bewegungsorgane des Körpers. In ganz ähnlicher Weise zerfällt nun nach Baer zweitens auch das untere oder vegetative Keimblatt in zwei Lamellen, die er als Gefässschicht und Schleimschicht bezeichnet. Aus der äusseren von beiden, aus der Gefässschicht, entstehen das Herz und die Blutgefässe, die Milz und die übrigen sogenannten Blutgefässdrüsen, die Nieren uud Geschlechtsdrüsen. Aus der tiefsten, vierten Schicht endlich, aus der Schleimschicht, entwickelt sich die innere ernährende Haut des Darmcanals und aller seiner Anhänge, Leber, Lunge, Speicheldrüsen u. s. w. Wie Baer die Bedeutung dieser vier secundären Keimblätter im Ganzen richtig erkannt hatte, so verfolgte er auch weiter mit grossem Scharfsinn deren Umbildung in die röhrenförmigen Fundamentalorgane. Er löste zuerst das schwierige Problem, wie sich aus dieser vierfach geschichteten, flachen, blattförmigen Keimscheibe der ganz anders gestaltete Körper des Wirbelthieres entwickelt, und zwar dadurch, dass diese Blätter zu Röhren werden. Die flachen Blätter krümmen sich in Folge bestimmter Wachsthumsverhältnisse; die Ränder der gewölbten Blätter wachsen gegen einander und nähern sich immer mehr; schliesslich verwachsen sie an den Berührungsstellen. So wird aus dem flachen Darmblatte ein hohles Darmrohr; aus dem flachen Markblatte ein hohles Nervenrohr, aus dem Hautblatte ein Hautrohr u. s. w.

Unter den zahlreichen und grossen einzelnen Verdiensten, welche sich Baer um die Ontogenie, besonders der Wirbelthiere, erwarb, ist hier zunächst die Entdeckung des menschlichen Eies hervorzuheben. Allerdings hatten schon die meisten früheren Naturforscher angenommen, dass sich der Mensch gleich den übrigen Thieren aus einem Ei entwickle. Nahm ja doch die Präformations-

Theorie an, dass alle vergangenen, gegenwärtigen und zukünftigen Generationen des Menschengeschlechts in den Eiern der Mutter Eva eingeschachtelt vorhanden gewesen seien. Aber thatsächlich blieb das wahre Ei des Menschen und der übrigen Säugethiere bis zum Jahre 1827 unbekannt. Dieses Ei ist nämlich ausserordentlich klein, ein kugeliges Bläschen von nur $^{1}/_{10}$ Linie oder 0,2 mm Durchmesser, welches man unter günstigen Umständen wohl mit blossen Augen als ein Pünktchen erkennen, unter ungünstigen aber nicht unterscheiden kann. Dieses Bläschen entwickelt sich im Eierstock des Weibes in eigenthümlichen, viel grösseren, kugeligen Bläschen, die man nach ihrem Entdecker Graaf die Graaf'schen Follikel nannte und früher allgemein für die wirklichen Eier hielt. Erst im Jahre 1827 wies Baer nach, dass diese Graaf'schen Follikel nicht die wahren Eier des Menschen, sondern dass die letzteren viel kleiner und in den ersteren verborgen seien (vergl. den Schluss des XXIX. Vortrags).

Baer war ferner der Erste, der die sogenannte Keimblase der Säugethiere beobachtete, d. h. die kugelige Blase, die zunächst aus dem befruchteten Eie sich entwickelt, und deren dünne Wand aus einer einzigen Schicht von regelmässigen vieleckigen Zellen zusammengesetzt ist (vergl. Fig. 101 im XII. Vortrag). Eine andere Entdeckung Baer's, welche grosse Bedeutung für die typische Auffassung des Wirbelthier-Stammes und der charakteristischen Organisation dieser auch den Menschen umfassenden Thiergruppe erlangte, war der Nachweis des Axenstabes oder der *Chorda dorsalis.* Das ist ein langer, dünner, cylindrischer Knorpelstab, welcher durch die Längsaxe des ganzen Körpers beim Embryo aller Wirbelthiere hindurchgeht, sehr frühzeitig sich entwickelt und die erste Anlage des Rückgrats, des festen Axenskeletes der Wirbelthiere darstellt. Bei dem niedersten aller Wirbelthiere, dem merkwürdigen Lanzetthierchen (*Amphioxus*), bleibt sogar zeitlebens das ganze innere Skelet auf diese Chorda beschränkt. Aber auch beim Menschen und bei allen höheren Wirbelthieren entwickelt sich rings um diese Chorda erst nachträglich das Rückgrat und später der Schädel.

So wichtig nun auch diese und viele andere Entdeckungen Baer's für die Ontogenie der Wirbelthiere waren, so gewannen doch seine Untersuchungen vorzugsweise dadurch die grösste Bedeutung, dass er zum ersten Male die Entwickelungsgeschichte des Thierkörpers vergleichend in Angriff nahm. Allerdings waren es zunächst die Wirbelthiere (namentlich die Vögel und Fische),

deren Ontogenese Baer vorzugsweise verfolgte. Aber er beschränkte sich keineswegs auf diese allein, sondern zog auch die verschiedenen wirbellosen Thiere in den Kreis seiner Untersuchungen. Das allgemeinste Resultat dieser vergleichend-embryologischen Untersuchungen bestand darin, dass Baer vier völlig verschiedene Entwickelungsweisen, und entsprechend vier verschiedene grosse Hauptgruppen des Thierreiches annahm. Diese Hauptgruppen oder Typen sind: 1) die Wirbelthiere (*Vertebrata*); 2) die Gliederthiere (*Articulata*); 3) die Weichthiere (*Mollusca*) und 4) die niederen Thiere, welche damals alle irrthümlich als sogenannte Strahlthiere (*Radiata*) zusammengefasst wurden. George Cuvier hatte im Jahre 1812 zum ersten Male diese vier Hauptgruppen des Thierreiches unterschieden, und gezeigt, dass dieselben im ganzen inneren Bau, in der Zusammensetzung und Lagerung der Organsysteme, sehr wesentliche und typische Unterschiede besitzen; dass hingegen alle Thiere eines und desselben Typus, z. B. alle Wirbelthiere, trotz der grössten äusseren Verschiedenheit doch im inneren Bau wesentlich übereinstimmen. Baer aber führte zuerst den Nachweis, dass sich diese vier Hauptgruppen auch in völlig verschiedener Weise aus dem Ei entwickeln, und dass die Reihenfolge der embryonalen Entwickelungsformen bei allen Thieren eines Typus von Anfang an dieselbe, hingegen bei den verschiedenen Typen verschieden ist. Bis auf jene Zeit war man bei der Classification des Thierreiches stets bestrebt gewesen, alle Thiere von den niedersten bis zu den höchsten, vom Infusorium bis zum Menschen, in eine einzige zusammenhängende Formenkette zu ordnen; es galt fast allgemein der falsche Satz, dass vom niedersten Thiere bis zum höchsten nur eine einzige ununterbrochene Stufenleiter der Entwickelung vorhanden sei. Dagegen führten Cuvier und Baer den Nachweis, dass diese Anschauung grundfalsch sei, und dass vielmehr vier gänzlich verschiedene Typen der Thiere sowohl hinsichtlich des anatomischen Baues, wie der embryonalen Entwickelung unterschieden werden müssten.

In Folge dieser Entdeckung gelangte Baer weiterhin zur Aufstellung eines sehr wichtigen Gesetzes, das wir ihm zu Ehren das Baer'sche Gesetz nennen wollen, und das er selbst in folgenden Worten ausspricht: „Die Entwickelung eines Individuums einer bestimmten Thierform wird von zwei Verhältnissen bestimmt: erstens von einer fortgehenden Ausbildung des thierischen Körpers durch wachsende histologische und morphologische Sonderung; zweitens zugleich durch Fortbildung aus einer allgemeineren Form des Typus

in eine mehr besondere. Der Grad der Ausbildung des thierischen Körpers besteht in einem grösseren oder geringeren Maasse der Heterogenität der Elementartheile und der einzelnen Abschnitte eines zusammengesetzten Apparates, mit einem Worte, in der grösseren histologischen und morphologischen Sonderung (Differenzirung). Der Typus dagegen ist das Lagerungsverhältniss der organischen Elemente und der Organe. Der Typus ist von der Stufe der Ausbildung durchaus verschieden, so dass derselbe Typus in mehreren Stufen der Ausbildung bestehen kann, und umgekehrt, dieselbe Stufe der Ausbildung in mehreren Typen erreicht wird." Daraus erklärt sich die Erscheinung, dass die vollkommensten Thiere jedes Typus, z. B. die höchsten Gliederthiere und Weichthiere, viel vollkommener organisirt, d. h. viel stärker differenzirt sind, als die unvollkommensten Thiere jedes anderen Typus, z. B. die niedersten Wirbelthiere und Strahlthiere.

Dieses „Baer'sche Gesetz" hat die grösste Bedeutung für die fortschreitende Erkenntniss der thierischen Organisation gewonnen, obgleich wir erst später durch Darwin in den Stand gesetzt wurden, seine wahre Bedeutung zn erkennen und zu würdigen. Wir wollen hier gleich die Bemerkung einfügen, dass das wahre Verständniss desselben nur durch die Descendenztheorie möglich ist, durch die Anerkennung der höchst wichtigen Rolle, welche die Vererbung und die Anpassung bei der organischen Formbildung spielen. Wie ich in meiner generellen Morphologie (Bd. II, S. 10) gezeigt habe, ist der „Typus der Entwickelung" die mechanische Folge der Vererbung; der „Grad der Ausbildung" aber ist die mechanische Folge der Anpassung. Vererbung und Anpassung sind die mechanischen Factoren der organischen Formbildung, welche erst durch Darwin's Selectionstheorie in die Ontogenie eingeführt wurden, und durch welche wir erst zum Verständniss des Baer'schen Gesetzes gelangt sind.

Die epochemachenden Arbeiten Baer's regten ein ausserordentliches Interesse für embryologische Untersuchungen in weiteren Kreisen an. Wir sehen daher in der Folgezeit eine grosse Anzahl von Beobachtern das neu entdeckte Forschungsgebiet betreten und mit rühmlichem Fleisse durch zahlreiche einzelne Entdeckungen in kurzer Zeit bedeutend erweitern. Zunächst schlossen sich an Baer an die vortrefflichen Untersuchungen von Heinrich Rathke in Königsberg (gest. 1860); er hat sowohl die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen (Krebse, Insecten, Mollusken), als auch namentlich

diejenige der Wirbelthiere (Fische, Schildkröten, Schlangen, Crocodile) vielfach gefördert. Ueber die Keimesgeschichte der Säugethiere erhielten wir die ersten umfassenden Aufschlüsse durch die sorgfältigen Untersuchungen von WILHELM BISCHOFF in München; seine Entwickelungsgeschichte des Kaninchens (1840), des Hundes (1842), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854) bilden hier bisher die wichtigste Grundlage. Um diese Zeit nahm auch die Keimesgeschichte der wirbellosen Thiere einen bedeutenden Aufschwung; bahnbrechend wurden auf diesem dunkeln Gebiete namentlich die Untersuchungen des berühmten Berliner Zoologen JOHANNES MÜLLER über die Sternthiere oder Echinodermen; ferner diejenigen von ALBERT KÖLLIKER in Würzburg über die Dintenfische oder Cephalopoden, von SIEBOLD und von HUXLEY über Würmer und Pflanzenthiere, von FRITZ MÜLLER (Desterro) über die Crustaceen, von WEISMANN über die Insecten, u. s. w.. Die Zahl der Arbeiter auf diesem Gebiete ist neuerdings sehr gewachsen und hat eine Fülle von neuen und überraschenden Entdeckungen geliefert. Doch sieht man es vielen neueren Arbeiten über Keimesgeschichte an, dass ihre Verfasser zu wenig mit der vergleichenden Anatomie vertraut sind. Zu den bedeutendsten Keimesgeschichten aus neuerer Zeit gehören unter Anderen diejenigen von A. KOWALEVSKY, E. RAY-LANKESTER, EDUARD VAN BENEDEN, E. SELENKA, C. RABL, B. HATSCHEK, F. BALFOUR, O. und R. HERTWIG etc [22]).

Ein sehr intensiver Fortschritt unserer allgemeinen Erkenntniss geschah im Jahre 1839, in welchem die Zellentheorie begründet, und damit auch für die Entwickelungsgeschichte plötzlich ein neues Gebiet der Forschung eröffnet wurde. Nachdem zuerst der berühmte Botaniker M. SCHLEIDEN in Jena 1838 mittelst des Mikroskops die Zusammensetzung jedes Pflanzenkörpers aus zahllosen elementaren Formbestandtheilen, den sogenannten Zellen, nachgewiesen hatte, wendete unmittelbar darauf ein Schüler von JOHANNES MÜLLER, THEODOR SCHWANN in Berlin, diese Entdeckung auf den Thierkörper an [23]). Er zeigte, dass auch im Leibe der verschiedensten Thiere bei mikroskopischer Untersuchung der Gewebe überall dieselben Zellen als die wahren, einfachen Bausteine des Organismus sich nachweisen lassen. Alle die mannichfaltigen Gewebe des Thierkörpers, namentlich die so sehr verschiedenen Gewebe der Nerven, Muskeln, Knochen, äusseren Haut, Schleimhaut u. s. w. sind ursprünglich aus weiter nichts zusammengesetzt als aus Zellen; und dasselbe gilt von allen verschiedenen Geweben des Pflanzenkörpers. Diese Zellen sind selbständige lebendige Wesen;

sie sind die Staatsbürger des Staates, den der ganze vielzellige Organismus darstellt. Diese höchst wichtige Erkenntniss musste natürlich auch der Entwickelungsgeschichte unmittelbar zu Gute kommen, indem sie viele neue Fragen anregte; so namentlich die Fragen: Welche Bedeutung haben denn die Zellen für die Keimblätter? Sind die Keimblätter bereits aus Zellen zusammengesetzt, und wie verhalten sie sich zu den Zellen der später erscheinenden Gewebe? Wie verhält sich das Ei zur Zellentheorie? Ist das Ei selbst eine Zelle, oder ist es aus solchen zusammengesetzt? Das waren die bedeutungsvollen Fragen, welche durch die Zellentheorie jetzt zunächst in die Embryologie eingeführt wurden.

Für die richtige Beantwortung dieser Fragen, die von vielen Forschern in sehr verschiedenem Sinne versucht wurde, sind vor allen die ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere" von Robert Remak in Berlin (1851) entscheidend geworden. Dieser talentvolle Naturforscher verstand es, die grossen Schwierigkeiten, welche die Schleiden-Schwann'sche Zellentheorie in ihrer ersten Fassung der Embryologie in den Weg gelegt hatte, durch eine angemessene Reform derselben zu beseitigen. Allerdings hatte schon der Berliner Anatom Carl Boguslaus Reichert einen Versuch gemacht, die Entstehung der Gewebe zu erklären. Allein dieser Versuch musste gründlich misslingen, da es diesem ausserordentlich unklaren Kopfe sowohl an jedem richtigen Verständniss der Entwickelungsgeschichte und der Zellentheorie im Allgemeinen, wie an gesunden Anschauungen vom Bau und der Entwickelung der Gewebe im Besonderen fehlte. Wie ungenau Reichert's Beobachtungen und wie falsch die daraus gezogenen Schlüsse waren, das ergiebt sich aus jeder genaueren Prüfung seiner angeblichen Entdeckungen. Beispielsweise sei hier nur angeführt, dass derselbe das ganze äussere Keimblatt, aus welchem die wichtigsten Körpertheile (Gehirn, Rückenmark, Oberhaut u. s. w.) entstehen, für eine vergängliche „Umhüllungshaut" des Embryo erklärte, die gar nicht an der Körperbildung selbst sich betheilige. Die Anlagen der einzelnen Organe sollten grossentheils nicht aus den ursprünglichen Keimblättern, sondern unabhängig davon einzeln aus dem Eidotter entstehen und erst nachträglich zu jenen hinzutreten. Reichert's verkehrte embryologische Arbeiten wussten sich nur dadurch ein vorübergehendes Ansehen zu verschaffen, dass sie mit ungewöhnlicher Anmaassung auftraten, und die Baer'sche Keimblätter-Theorie als Irrlehre nachzuweisen behaupteten; und zwar in einer so unklaren und verworrenen Darstellung, dass eigentlich Niemand sie

recht verstehen konnte. Gerade deshalb aber fanden sie die Bewunderung manches Lesers, der hinter diesen dunkeln Orakeln und Mysterien irgend einen tiefen Weisheitskern vermuthete.

In die arge Verwirrung, welche Reichert angerichtet hatte, brachte erst Remak volles Licht, indem er in der einfachsten Weise die Entwickelung der Gewebe aufklärte. Nach seiner Auffassung ist das Ei der Thiere stets eine einfache Zelle; die Keimblätter, welche sich aus dem Ei entwickeln, sind nur aus Zellen zusammengesetzt; und diese Zellen, welche allein die Keimblätter bilden, entstehen ganz einfach durch fortgesetzte, wiederholte Theilung aus der ersten ursprünglich einfachen Eizelle. Dieselbe zerfällt zunächst in 2, dann in 4 Zellen; aus diesen 4 Zellen entstehen 8, dann 16, 32 u. s. w. Es entsteht also bei der individuellen Entwickelung jedes Thieres, ebenso wie jeder Pflanze, zunächst immer aus der einfachen Eizelle durch wiederholte Theilung derselben ein Haufen von Zellen, wie früher schon (1844) Kölliker richtig behauptet hatte. Die Zellen dieses Haufens breiten sich flächenartig aus und setzen Blätter zusammen: und jedes dieser Blätter ist ursprünglich nur aus einerlei Zellenart zusammengesetzt. Die Zellen der verschiedenen Blätter bilden sich verschieden aus, vermehren und differenziren sich; endlich erfolgt innerhalb der Blätter die weitere Sonderung (Differenzirung) und Arbeitstheilung (Ergonomie) der Zellen, aus welchen alle die verschiedenen Gewebe des Körpers hervorgehen.

Das sind die höchst einfachen Grundzüge der Histogenie oder der Lehre von der Entwickelung der Gewebe, welche zuerst von Remak und Kölliker in dieser umfassenden Weise durchgeführt wurde. Indem namentlich Remak den Antheil näher feststellte, welchen die verschiedenen Keimblätter an der Bildung der verschiedenen Gewebe und Organ-Systeme besitzen, und indem er die Theorie der Epigenesis auch auf die Zellen und die aus ihnen zusammengesetzten Gewebe anwendete, erhob er die Keimblätter-Theorie, wenigstens innerhalb des Wirbelthier-Stammes, auf eine hohe Stufe der Vollendung.

Aus den beiden Keimblättern, welche die erste einfache blattförmige Anlage des Wirbelthier-Körpers oder die sogenannte „Keimscheibe“ zusammensetzen, entstehen nach Remak zunächst dadurch drei Blätter, dass sich das untere Blatt in zwei Lamellen spaltet; diese drei Blätter haben ganz bestimmte Beziehungen zu den verschiedenen Geweben. Es entwickeln sich nämlich erstens aus dem äusseren oder oberen Blatt lediglich die Zellen, welche die äussere

Oberhaut (Epidermis) unseres Körpers sammt den dazu gehörigen Anhangsgebilden (Haaren, Nägeln u. s. w.) zusammensetzen, also die äussere Decke, welche den ganzen Körper überzieht; ausserdem entstehen aber merkwürdiger Weise aus demselben oberen Blatte noch die Zellen, aus welchen das Central-Nervensystem, Gehirn und Rückenmark sich aufbauen. Es entstehen zweitens aus dem inneren oder unteren Keimblatt bloss die Zellen, welche das Darm-Epithelium bilden, d. h. die ganze innere Auskleidung vom Darmcanal und von Allem, was daran hängt (Lunge, Leber, Bauch-Speicheldrüse u. s. w.): also die Gewebe, welche die Nahrung des thierischen Körpers aufnehmen und die Verarbeitung derselben besorgen. Endlich drittens entwickeln sich aus dem dazwischen liegenden mittleren Blatte alle übrigen Gewebe des Wirbelthierkörpers: Fleisch und Blut, Knochen und Bindegewebe u. s. w. Remak wies dann ferner nach, dass dieses mittlere Blatt, welches er motorisch-germinatives Blatt nennt, sich secundär wieder in zwei Blätter spaltet. Wir finden also zusammen wieder dieselben vier Blätter, die schon Baer angenommen hatte. Die äussere Spaltungs-Lamelle des mittleren Blattes (Baer's „Fleischschicht") nennt Remak Hautplatte (besser: Hautfaserplatte); sie bildet die äussere Leibeswand (Lederhaut, Muskeln u. s. w.). Die innere Spaltungs-Lamelle desselben (Baer's „Gefässschicht") nennt er Darmfaserplatte; sie bildet die äussere Umhüllung des Darmcanals mit dem Gekröse, dem Herzen, den Blutgefässen u. s. w.

Auf der festen Grundlage, welche Remak so für die Entwickelungsgeschichte der Gewebe, die sogenannte Histogenie, lieferte, sind in neuerer Zeit unsere Kenntnisse im Einzelnen vielfach weiter ausgebildet worden. Allerdings ist auch mehrfach der Versuch gemacht worden, Remak's Lehren theilweise zu beschränken oder auch ganz umzugestalten. Insbesondere sind der Berliner Anatom Reichert und der Leipziger Anatom Wilhelm His bemüht gewesen, in umfangreichen Arbeiten eine neue Anschauung von der Entwickelung des Wirbelthier-Körpers zu begründen, wonach die Grundlage des letzteren nicht ausschliesslich durch die beiden primären Keimblätter gebildet wird. Indessen sind diese Arbeiten so sehr ohne die unentbehrliche Kenntniss der vergleichenden Anatomie, ohne tieferes Verständniss der Ontogenesis und ohne jede Rücksicht auf die Phylogenesis ausgeführt, dass sie nur einen vorübergehenden Erfolg haben konnten. Nur durch den gänzlichen Mangel an Kritik und an Verständniss der eigentlichen Aufgaben der Entwickelungsgeschichte lässt es sich erklären, dass die wunder-

lichen Einfälle von Reichert und His eine Zeit lang von Vielen als grosse Fortschritte angestaunt werden konnten.

Im Jahre 1868 veröffentlichte Wilhelm His seine umfangreichen „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes", eines der sonderbarsten Erzeugnisse der ganzen ontogenetischen Litteratur. Indem der Verfasser glaubt, durch die genaueste Beschreibung der Keimesgeschichte des Hühnchens allein, ohne jede Rücksicht auf vergleichende Anatomie und Phylogenie, zu einer „mechanischen" Entwickelungs-Theorie gelangen zu können, geräth er auf Irrwege, die in der gesammten, an solchen doch leider nicht armen, biologischen Litteratur ihres Gleichen suchen. Als Endresultat seiner mühsäligen Untersuchungen verkündet His, „dass ein verhältnissmässig einfaches Wachsthumsgesetz das einzig Wesentliche bei der ersten Entwickelung ist. Alle Formung, bestehe sie in Blätterspaltung, in Faltenbildung oder in vollständiger Abgliederung, geht als eine Folge aus jenem Grundgesetz hervor." Leider sagt uns der Autor nur nicht, worin dieses allumfassende „Wachsthumsgesetz" denn eigentlich besteht; ebenso wenig als andere Gegner der Selections-Theorie, die an deren Stelle ein grosses „Entwickelungsgesetz" annehmen, uns von der Natur desselben irgend etwas zu sagen wissen. Hingegen lässt sich aus dem Studium der ontogenetischen Arbeiten von His bald erkennen, dass in seiner Vorstellung die bildende „Mutter Natur" weiter Nichts als eine geschickte Kleidermacherin ist. Durch verschiedenartiges Zuschneiden der Keimblätter, Krümmen und Falten, Zerren und Spalten derselben gelingt es der genialen Schneiderin leicht, alle die mannichfaltigen Formen der Thierarten durch „Entwickelung" (!) zu Stande zu bringen. Vor Allem spielen die Krümmungen und Faltungen in dieser Schneider-Theorie die wichtigste Rolle. „Nicht nur die Abgrenzung von Kopf und Rumpf, von rechts und links, von Stamm und Peripherie, nein, auch die Anlage der Gliedmaassen, sowie die Gliederung des Gehirns, der Sinnesorgane, der primitiven Wirbelsäule, des Herzens und der zuerst auftretenden Eingeweide lassen sich mit zwingender Nothwendigkeit als mechanische Folgen der ersten Faltenentwickelung demonstriren!" Am possirlichsten ist, wie die Schneiderin bei Fabrication der zwei Paar Gliedmaassen verfährt: „Ihre Anlage wird, den vier Ecken eines Briefes ähnlich, durch die Kreuzung von vier, den Körper umgrenzenden Falten bestimmt." Doch wird diese herrliche „Briefcouvert-Theorie" der Wirbelthier-Beine noch übertroffen durch die „Höllenlappen-Theorie", welche

His von der Entstehung der rudimentären Organe giebt; „Organe, denen (wie der Hypophysis und der Schilddrüse) bis jetzt keine physiologische Rolle sich hat zutheilen lassen: es sind embryonale Residuen, den Abfällen vergleichbar, welche beim Zuschneiden eines Kleides auch bei der sparsamsten Verwendung des Stoffes sich nicht völlig vermeiden lassen" (!). Hier wirft also die schneidernde Natur die überflüssigen Gewebslappen einfach hinter den Ofen, in die „Hölle"! Hätten unsere schädellosen Ahnen in der Silurzeit von solchen Verstandes-Verirrungen ihrer grübelnden Menschen-Epigonen eine Ahnung gehabt, sie hätten gewiss lieber auf den Besitz der Flimmerrinne am Kiemenkorbe ganz verzichtet, statt sie auf den heutigen Amphioxus zu vererben und als letzten Rest derselben uns das werthlose Geschenk der Schilddrüse zu hinterlassen (pathologisch vergrössert der hässliche Kropf).

Die weitaus wichtigste und umfassendste unter den eigenthümlichen ontogenetischen Theorien von His ist seine berühmte Parablasten-Theorie. Danach ist der Körper des Menschen und aller anderen Wirbelthiere ursprünglich aus zwei verschiedenen Organismen zusammengesetzt, entstanden aus zwei völlig getrennten Keim-Anlagen, Hauptkeim und Nebenkeim. Nur der Hauptkeim oder Archiblast entsteht aus der befruchteten Eizelle und wird von den beiden primären Keimblättern gebildet, die aus deren wiederholter Theilung hervorgehen. Dagegen der Nebenkeim oder Parablast entwickelt sich nicht aus den letzteren, sondern aus Bestandtheilen des weissen Nahrungsdotters; die Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge von Follikel-Zellen der Membrana granulosa und aus dem Eierstock des Weibes in den Dotter von aussen eingewandert. Der Parablast ist also eine „rein mütterliche Mitgift", während der Archiblast allein als Product der befruchteten Eizelle von beiden Eltern stammt und deren Eigenschaften auf das Kind erblich überträgt. Aus dem mütterlichen Nebenkeim entwickeln sich parthenogenetisch die Gewebe des Blutsystems und die Bindesubstanzen (Knorpel, Knochen u. s. w.); während aus dem geschlechtlich erzeugten Hauptkeim alle übrigen Gewebe des Vertebraten-Körpers entstehen (Nerven, Muskeln, Epithelien, Drüsen u. s. w.). Beide Keime sind ursprünglich völlig selbständig, „scharf getrennt sowohl in genetischer Hinsicht, als in histologischer und physiologischer". Der Organismus der Wirbelthiere ist demnach ein Doppelwesen, entstanden durch Symbiose, durch nachträgliche Verwachsung von zwei ursprünglich

völlig getrennten Thieren. Wie jede Flechte aus zwei völlig verschiedenen Pflanzen sich zusammensetzt, aus einem Pilz und einer Alge, so ist nach His jedes Wirbelthier zusammengesetzt aus zwei völlig verschiedenen Thieren, aus einem Archiblasten und einem Parablasten. Welche weitreichenden allgemeinen Folgerungen sich aus dieser Symbiose der Wirbelthiere ergeben, habe ich in meiner Schrift über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe" gezeigt (1884, S. 22).

Die Parablasten-Theorie sowohl als die übrigen ontogenetischen Theorien von His erregten bei ihrer Publication grosses Aufsehen und haben seit 25 Jahren eine grosse Anzahl von Schriften hervorgerufen. His gab an, die complicirtesten Vorgänge der organischen Körperbildung (wie z. B. die Gehirn-Entwickelung) in der einfachsten Weise mechanisch erklären und als unmittelbare Folgen aus einfachen physikalischen Processen (z. B. ungleichen Spannungs-Verhältnissen einer elastischen Platte) ableiten zu können. Nun ist ja bekanntlich eine mechanische oder monistische Erklärung, d. h. die Zurückführung aller Natur-Erscheinungen auf physikalische und chemische Processe, in der That das Endziel der heutigen Naturwissenschaft, und dieses Ziel würde erreicht sein, wenn es gelingen würde, diese Processe in mathematische Formeln zu bringen. His hat es daher auch in seinen ontogenetischen Arbeiten nicht an Zählungen und Messungen fehlen lassen und durch Zugabe mathematischer Tabellen den Anschein „exacter" Gelehrsamkeit erweckt. Nur Schade, dass dieselben völlig werthlos sind und zum wirklichen Verständniss der „exact" behandelten Keimungs-Vorgänge nicht das Geringste beitragen. Im Gegentheil versperren sie den einzig wahren Weg der Erklärung, indem sie die phylogenetische Methode ausschliessen; diese soll ein „weiter Umweg" sein, „dessen die ontogenetischen Thatsachen („als unmittelbare Folgen physiologischer Entwickelungs-Principien") zu ihrer Erklärung gar nicht bedürfen". Was His als einen einfachen physikalischen Process betrachtet, z. B. die Faltenbildung der Keimblätter (bei Entstehung des Medullarrohrs, des Darmrohrs u. s. w.), ist in Wahrheit das unmittelbare Ergebniss der Wachsthums-Verhältnisse der einzelnen Zellen, welche jene Organ-Anlagen zusammensetzen; diese Verhältnisse selbst aber sind von den Eltern und Voreltern durch Vererbung übertragen, und nur die erbliche Wiederholung von zahllosen phylogenetischen Veränderungen, welche in der Stammesgeschichte jener Vorfahren während ungezählter Jahrtausende sich abgespielt haben.

Natürlich ist ursprünglich jede dieser historischen Veränderungen selbst wieder durch Anpassung bedingt, also physiologisch auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Leider fehlt uns nur jede Möglichkeit, dieselben direct zu untersuchen. Nur durch phylogenetische Hypothesen können wir uns eine ungefähre Vorstellung von den historischen Ereignissen dieser längst vergangenen Stammesgeschichte erwerben. Ich habe den Gegensatz dieser phylogenetischen Theorien zu jenen künstlichen, pseudo-mechanischen oder tektogenetischen Hypothesen von His ausführlich begründet in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" (1875). Zugleich habe ich hier auch eine Kritik der sonderbaren Entwickelungs-Theorien gegeben, welche Alexander Goette in seiner umfangreichen Entwickelungsgeschichte der Unke (1875) aufgestellt hat, sowie der theosophischen und mystischen Ansichten von Louis Agassiz. In anderen Wissenschaften sind ähnliche Verirrungen heutzutage kaum noch möglich. In der Entwickelungsgeschichte erklärt sich ihr Vorkommen einestheils aus der grossen Schwierigkeit der höchst verwickelten Aufgabe, anderntheils aus der ungenügenden philosophischen Bildung, welche viele neuere Arbeiter auf diesem Gebiete besitzen. Uebrigens ist zu bemerken, dass die pseudo-mechanische Methode von His (ebenso wie die ganz verschiedene von Goette) zwar vielfach bewundert, aber von keinem einzigen Forscher weiter ausgebildet oder praktisch angewendet worden ist. Irgend welche brauchbare Resultate sind damit nicht erzielt worden.

Alle guten neueren Untersuchungen über die Ontogenese der Thiere haben nur zu einer Befestigung und weiteren Ausbildung der Keimblätter-Theorie im Sinne von Baer und Remak geführt. Als der wichtigste Fortschritt in dieser Beziehung ist hervorzuheben, dass neuerdings dieselben beiden primären Keimblätter, aus denen sich der Leib aller Wirbelthiere (mit Inbegriff des Menschen) aufbaut, auch bei allen wirbellosen Thieren (mit einziger Ausnahme der niedersten Gruppe, der einzelligen Urthiere oder Protozoen) nachgewiesen worden sind. Schon im Jahre 1849 hatte der ausgezeichnete englische Naturforscher Huxley dieselben bei den Medusen entdeckt. Er hob hervor, dass die beiden Zellenschichten, aus welchen sich der Körper dieser Pflanzenthiere entwickelt, sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung den beiden ursprünglichen Keimblättern der Wirbelthiere entsprechen. Das äussere Keimblatt, aus welchem sich die äussere Haut und das Fleisch entwickelt, nannte dann Allman (1853) Ectoderm oder „Aussenblatt";

das innere Keimblatt, welches die Organe der Ernährung und Fortpflanzung bildet, Entoderm oder „Innenblatt“. Im Jahre 1867 und in den folgenden Jahren wurde sodann die weite Verbreitung derselben beiden Keimblätter in verschiedenen Gruppen der wirbellosen Thiere nachgewiesen. Namentlich fand sie der unermüdliche russische Zoologe Kowalevsky bei den verschiedensten Abtheilungen der Wirbellosen wieder, bei den Würmern, Mantelthieren, Sternthieren, Weichthieren, Gliederthieren u. s. w.

Ich selbst habe in meiner 1872 erschienenen Monographie der Kalkschwämme den Nachweis geführt, dass dieselben beiden primären Keimblätter auch dem Körper der Schwämme oder Spongien zu Grunde liegen, und dass dieselben durch alle verschiedenen Thierklassen hindurch, von den Schwämmen bis zum Menschen hinauf, als gleichwerthig oder homolog anzusehen sind. Diese Homologie der beiden primären Keimblätter erstreckt sich auf sämmtliche Metazoen oder „gewebebildenden Thiere“, d. h. auf das ganze Thierreich, mit einziger Ausnahme der niedersten Hauptabtheilung, der einzelligen Urthiere oder Protozoen. Diese niedrig organisirten Thiere bringen es überhaupt noch nicht zur Bildung von Keimblättern, und in Folge dessen auch nicht zur Ausbildung von wahren Geweben. Vielmehr besteht der ganze Körper der Urthiere entweder bloss aus einer einzigen Zelle (wie bei den Amoeben und Infusorien), oder aus einem losen Aggregate von wenig differenzirten Zellen, oder er erreicht noch nicht einmal den Formwerth einer Zelle (wie bei den Moneren). Bei allen übrigen Thieren aber entstehen aus der Eizelle zunächst immer zwei primäre Keimblätter, das äussere, animale Keimblatt (Exoderm, Epiblast oder Ectoblast), und das innere, vegetale Keimblatt (Entoderm, Hypoblast oder Endoblast); aus diesen erst entstehen die verschiedenen Gewebe und Organe. Das erste und älteste Organ aller dieser Metazoen ist der Urdarm (*Progaster*) und seine Oeffnung der Urmund (*Prostoma*). Die charakteristische gemeinsame Keimform aller Metazoen, welche diese einfachste Bildung des zweiblättrigen Thierkörpers vorübergehend zeigt, ist die Gastrula; sie ist aufzufassen als die erbliche Wiederholung einer uralten gemeinsamen Stammform der Metazoen, der Gastraea. Das gilt ebenso von den Schwämmen und den übrigen Pflanzenthieren, wie von den Würmern; es gilt ebenso von den Weichthieren, Sternthieren und Gliederthieren, wie von den Wirbelthieren. Alle diese Thiere kann man unter der Bezeichnung Darmthiere

oder Metazoen zusammenfassen, im Gegensatze zu den stets darmlosen Urthieren oder Protozoen.

Die wichtigen Folgerungen, welche sich aus dieser Auffassung für die Morphologie und Systematik der Thiere ergeben, habe ich in meinen Studien zur Gastraea-Theorie (1873) weiter ausgeführt [24]). Das Reich der Metazoen theilte ich daselbst in zwei Hauptgruppen, in niedere und höhere Darmthiere. Zu den ersteren gehören die Coelenterien oder *Coelenterata* (auch Zoophyten oder Niederthiere genannt). Bei den niederen Formen dieser Hauptgruppe besteht der ganze Körper zeitlebens bloss aus den beiden primären Keimblättern, mit bald mehr, bald weniger differenzirten Zellen; das ist der Fall bei den Gastraeaden, den einfachsten Schwämmen (Protospongien), den Hydropolypen und niederen Medusen. Bei den höheren Formen der Coelenterien hingegen (den Korallen, höheren Medusen, Ctenophoren und Platoden) entwickelt sich zwischen jenen beiden Grenzblättern ein Mittelblatt oder Mesoderm von oft bedeutendem Umfang; es fehlt aber noch Blut und Leibeshöhle.

Die zweite Hauptgruppe der Metazoen bezeichnete ich als Coelomarien oder *Bilaterata* (zweiseitige Oberthiere oder Bilaterien). Sie besitzen allgemein eine Leibeshöhle (*Coeloma*) und meistens auch Blut und Blutgefässe. Es gehören dahin die sechs höheren Stämme des Thierreichs, die Helminthen und die aus diesen hervorgegangenen Weichthiere, Sternthiere, Gliederthiere, Mantelthiere und Wirbelthiere. Bei allen diesen Bilaterien baut sich der zweiseitige oder bilaterale Körper aus vier secundären Keimblättern auf, von denen die beiden inneren die Darmwand, die beiden äusseren die Leibeswand zusammensetzen. Zwischen beiden Blätterpaaren liegt die weite Leibeshöhle (*Coeloma*).

Obwohl ich in meinen Studien zur Gastraea-Theorie die grosse morphologische Bedeutung der Leibeshöhle besonders betonte und die Bedeutung der vier secundären Keimblätter für die Organisation aller Coelomarien nachzuweisen mich bemühte, vermochte ich doch die schwierige Frage über die Art ihrer Entstehung nicht befriedigend zu lösen. Dies gelang erst acht Jahre später den sorgfältigen und ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen der Gebrüder Oscar und Richard Hertwig. In ihrer gedankenreichen „Coelom-Theorie", Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes (1881), wiesen sie nach, dass bei der grossen Mehrzahl der Metazoen, und namentlich bei allen Wirbelthieren, die Leibeshöhle in gleicher Weise entsteht, durch Einstülpung von ein paar

Entoderm-Säcken. Diese paarigen Coelom-Taschen wachsen vom Urmunde der Gastrula aus zwischen ihre beiden primären Keimblätter hinein. Die innere Lamelle der zweiblätterigen Coelom-Taschen (Visceral-Blatt) legt sich an das Entoderm an; ihre äussere Lamelle hingegen (Parietal-Blatt) verbindet sich mit dem Exoderm. So entsteht innen die zweiblättrige Darmwand, aussen die zweiblättrige Leibeswand; zwischen beiden bleibt der Hohlraum des Coeloms, durch Verschmelzung des rechten und linken Coelomsackes gebildet[25]).

Die zahlreichen neuen Gesichtspunkte und allgemeinen Auffassungen, welche aus meiner Gastraea-Theorie und aus der Coelom-Theorie von HERTWIG sich ergaben, riefen eine grosse Anzahl von Schriften über die Blätter-Theorie hervor. Die grosse Mehrzahl derselben war anfangs auf ihre Widerlegung, später auf ihre Bestätigung gerichtet. In den letzten Jahren sind die Grundzüge beider Theorien von den competentesten Naturforschern fast allgemein angenommen worden, so dass dadurch eine erfreuliche Klarheit in diesem früher so dunkeln und widerspruchsreichen Gebiete gewonnen ist. Diese Lösung der grossen ontogenetischen Streitfragen ist um so werthvoller, als damit zugleich die Ueberzeugung von der Nothwendigkeit ihrer phylogenetischen Beurtheilung und Erklärung sich Bahn gebrochen hat.

Das Interesse und die Theilnahme an ontogenetischen Untersuchungen ist durch diese Anerkennung und Verwerthung der phylogenetischen Methoden im Laufe der letzten zwanzig Jahre ausserordentlich gewachsen. Hunderte von fleissigen und talentvollen Beobachtern sind jetzt mit dem Ausbau der vergleichenden Keimesgeschichte und ihrer Verwerthung für die Stammesgeschichte beschäftigt, während deren Zahl vor wenigen Decennien kaum einige Dutzend betrug. Es würde viel zu weit führen, wollte ich in dieser kurzen historischen Uebersicht auch nur die wichtigsten unter den zahllosen werthvollen Schriften anführen, durch welche seitdem die ontogenetische Litteratur bebereichert worden ist. Verzeichnisse derselben finden sich in den neueren Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte von KÖLLIKER, BALFOUR, HERTWIG, KORSCHELT und HEIDER (vergl. S. 40).

Die „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere“ von ALBERT KÖLLIKER, deren erste Auflage vor dreissig Jahren (1861) erschien, hatte damals das grosse Verdienst, in übersichtlicher Form die zerstreuten embryologischen Kenntnisse zu sammeln und auf Grund der Zellentheorie, sowie der REMAK'schen

Keimblätter-Theorie einheitlich darzustellen. Leider ist der verdienstvolle Würzburger Anatom, dem die vergleichende Anatomie, Histologie und Ontogenie so viele werthvolle Arbeiten verdankt, ein Gegner der Descendenz-Theorie im Allgemeinen und des Darwinismus im Besonderen. Er hat daher auch in der neuesten Auflage jenes Werkes (1884) die von mir durchgeführte phylogenetische Deutung der ontogenetischen Erscheinungen zurückgewiesen und die Gastraea-Theorie verworfen. Hingegen schreibt Kölliker (wenn auch in neuester Zeit in beschränkterem Maasse) den entgegengesetzten tectogenetischen Theorien von His die grösste Bedeutung zu und hat durch seine hohe Autorität zu deren Anerkennung sehr viel beigetragen [26]).

Ganz auf dem phylogenetischen Standpunkte stehen dagegen die anderen, vorher angeführten Lehrbücher der Keimesgeschichte. Francis Balfour hat in seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie“ (1880) die sehr zerstreute und umfangreiche Litteratur sorgfältig zusammengestellt und kritisch verwerthet; zugleich hat er der Gastraea-Theorie dadurch eine breitere Basis gegeben, dass er in allen einzelnen Hauptgruppen des Thierreichs die Entstehung der Organ-Systeme aus den Keimblättern vergleichend darstellt und die von mir aufgestellten Principien eingehender empirisch begründet. Wie erstaunlich sich im letzten Decennium die Forschungen auf diesem Gebiete ausgedehnt haben, zeigt eine Vergleichung jenes Werkes mit dem vortrefflichen, kürzlich erschienenen Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere von Korschelt und Heider (1890). Für diejenigen Leser der Anthropogenie, welche durch die nachfolgenden Vorträge über Keimesgeschichte des Menschen zu eingehenderen Studien darüber angeregt werden sollten, ist vor Allem zu empfehlen das inhaltreiche „Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere“ von Oscar Hertwig (III. Aufl., 1890). Der Leser findet darin eine sehr klare und ausführliche Darstellung der wundervollen Keimungs-Vorgänge, von denen ich in der nachfolgenden Darstellung nur eine kurze allgemeine Uebersicht geben kann.

Vierter Vortrag.

Die ältere Stammesgeschichte.

„Es würde leicht sein, zu zeigen, dass die Organisations-Charaktere des Menschen, deren man sich bedient, um aus dem Menschengeschlecht und seinen Rassen eine besondere Familie zu bilden, alle das Product von alten Abänderungen in seinen Handlungen und von Gewohnheiten sind, welche er angenommen hat und welche den Individuen seiner Art eigenthümlich geworden sind. Indem die vollkommenste Rasse der Affen durch die Umstände gezwungen wurde, sich an den aufrechten Gang zu gewöhnen, gelangte sie zur Herrschaft über die anderen Thierrassen. In Folge dieser absoluten Herrschaft und ihrer neuen Bedürfnisse änderte sie ihre Lebensgewohnheiten und erwarb stufenweise Veränderungen ihrer Organisation und zahlreiche neue Eigenschaften; vor allen die bewunderungswürdige Fähigkeit zu sprechen."

Jean Lamarck (1809).

Begriff der Art oder Species. Abstammungslehre oder Descendenz-Theorie. Umbildungslehre oder Transformismus. Immanuel Kant's Kosmogenie. Mechanismus und Teleologie. Jean Lamarck (1809). Wolfgang Goethe (1780—1832).

Inhalt des vierten Vortrages.

Die Stammesgeschichte vor Darwin. Die Entstehung der Arten. Carl Linné stellt den Begriff der Art oder Species auf und schliesst sich an die biblische Schöpfungsgeschichte des Moses an. Die Sintfluth. Die Paläontologie. Die Katastrophen-Theorie von George Cuvier. Wiederholte Revolutionen des Erdballs und Neuschöpfungen. Lyell's Continuitäts-Theorie. Die natürlichen Ursachen der beständigen Umbildung der Erde. Uebernatürliche Entstehung der Organismen. Dualistische Naturphilosophie von Immanuel Kant. Monistische Naturphilosophie von Jean Lamarck. Seine Lebensverhältnisse. Seine „Philosophie zoologique". Die erste wissenschaftliche Darstellung der Abstammungslehre. Umbildung der Organe durch Uebung und Gewohnheit, verbunden mit Vererbung. Anwendung der Theorie auf den Menschen. Die Abstammung des Menschen vom Affen. Wolfgang Goethe. Seine naturwissenschaftlichen Studien. Seine Morphologie. Seine Studien über Bildung und Umbildung organischer Naturen. Goethe's Theorie von dem Specificationstrieb (Vererbung) und der Metamorphose (Anpassung).

Litteratur:

Jean Lamarck, 1809. *Philosophie Zoologique* (*II. Aufl.* 1873. *Deutsche Uebersetzung von Arnold Lang*, 1879).

Wolfgang Goethe, 1780—1832. *Bildung und Umbildung organischer Naturen etc.*

Reinhold Treviranus, 1802. *Biologie.*

Lorenz Oken, 1809 *Naturphilosophie.*

Fritz Schultze, 1875. *Kant und Darwin. Ein Beitrag zur Geschichte der Entwickelungslehre.*

Ernst Haeckel, 1882. *Die Naturanschauung von Darwin, Goethe und Lamarck.*

Arnold Lang, 1889. *Zur Charakteristik der Forschungswege von Lamarck und Darwin.*

IV.

Meine Herren!

Die individuelle Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere, deren Geschichte wir in den letzten beiden Vorträgen überblickt haben, war bis vor dreissig Jahren eine vorwiegend descriptive Wissenschaft. Die älteren Forschungen auf diesem Gebiete waren vor Allem bemüht, durch sorgfältige Beobachtungen die wunderbaren Thatsachen festzustellen, welche bei der Entwickelung des Thierkörpers aus der Eizelle auftreten. Hingegen hat man es bis vor dreissig Jahren nicht gewagt, die Frage nach den eigentlichen Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinungen aufzuwerfen. Während eines vollen Jahrhunderts, vom Jahre 1759, wo Wolff's grundlegende *Theoria generationis* erschien, bis zum Jahre 1859, wo Darwin sein berühmtes Buch „über die Entstehung der Arten" veröffentlichte, blieben die eigentlichen Gründe der Keimes-Entwickelung völlig verborgen. Während dieser hundert Jahre hat Niemand ernstlich daran gedacht, die wahren Ursachen der Formveränderungen, welche bei der Entwickelung jedes thierischen Organismus auftreten, in's Auge zu fassen. Vielmehr galt diese Aufgabe für so schwierig, dass sie die Kräfte der menschlichen Erkenntniss überhaupt zu übersteigen schien. Erst Charles Darwin war es vorbehalten, uns in die Kenntniss dieser wahren Ursachen einzuführen. In diesem Umstande liegt für uns die Veranlassung, diesen genialen Naturforscher, der überhaupt auf dem ganzen Gebiete der Biologie eine vollständige Umwälzung hervorgerufen hat, auch auf dem Gebiete der Ontogenie als den Begründer einer neuen Periode zu bezeichnen. Allerdings hat Darwin selbst sich mit embryologischen Untersuchungen nicht eingehend beschäftigt und auch in seinem berühmten Hauptwerke die Erscheinungen der individuellen Entwickelung nur beiläufig berührt; allein er hat durch seine Reform der Descendenztheorie und durch die Aufstellung der von ihm sogenannten Selectionstheorie uns die Mittel an die Hand ge-

geben, die Ursachen der Formenentwickelung zu erkennen. Darin liegt nach meiner Auffassung vorzugsweise die ausserordentliche Bedeutung, welche dieser grosse Naturforscher für das gesammte Gebiet der Entwickelungsgeschichte besitzt.

Indem wir nun jetzt einen Blick auf diese jüngste Periode ontogenetischer Forschung werfen, treten wir damit zugleich in den zweiten Theil der organischen Entwickelungsgeschichte ein, in die Stammesgeschichte oder Phylogenie. Schon im ersten Vortrage habe ich auf den ausserordentlich wichtigen und innigen causalen Zusammenhang hingewiesen, welcher zwischen beiden Hauptzweigen der Entwickelungsgeschichte existirt, zwischen der Entwickelungsgeschichte des Individuums und derjenigen aller seiner Vorfahren. Wir haben diesen Zusammenhang in dem biogenetischen Grundgesetze ausgedrückt: die kurze Ontogenese oder die Entwickelung des Individuums ist eine schnelle und zusammengezogene Wiederholung, eine gedrängte Recapitulation der langen Phylogenese oder der Entwickelung der Art (Species). In diesem Satze liegt eigentlich alles Wesentliche eingeschlossen, was die Ursachen der Entwickelung betrifft, und diesen Satz werden wir im Verlaufe dieser Vorträge überall zu begründen, seine Wahrheit durch Anführung thatsächlicher Beweise überall zu stützen suchen. Mit Beziehung auf seine ursächliche oder causale Bedeutung können wir den Inhalt des biogenetischen Grundgesetzes vielleicht noch besser so ausdrücken: „Die Entwickelung der Arten (Species) und der Stämme (Phylen) enthält in den Functionen der Vererbung und Anpassung die bedingenden Ursachen, auf denen die Entwickelung der organischen Individuen beruht"; oder ganz kurz: „Die Phylogenesis ist die mechanische Ursache der Ontogenesis".

Dass wir jetzt im Stande sind, diese früher für ganz unzugänglich gehaltenen Ursachen der individuellen Entwickelung zu verfolgen und in ihrem Wesen zu erkennen, das verdanken wir Darwin, und deshalb bezeichnen wir mit seinem Namen eine neue Periode der Entwickelungsgeschichte. Bevor wir aber die grosse Erkenntnissthat betrachten, durch welche uns Darwin den Weg zum Verständniss der Entwickelungs-Ursachen eröffnet hat, müssen wir einen flüchtigen Blick auf die Bestrebungen werfen, welche frühere Naturforscher auf dasselbe Ziel gerichtet hatten. Der historische Ueberblick über diese Bestrebungen wird noch kürzer ausfallen, als derjenige über die Arbeiten auf dem Gebiete der Ontogenie. Eigentlich sind nur sehr wenige Namen hier zu nennen. An der Spitze steht der grosse fran-

zösische Naturforscher Jean Lamarck, welcher im Jahre 1809 zum ersten Male die sogenannte Descendenztheorie oder Abstammungslehre als wissenschaftliche Theorie begründete. Aber schon vorher hatten unser bedeutendster Philosoph, Kant, und unser grösster Dichter, Goethe, mit ähnlichen Ideen sich getragen. Doch blieben ihre bezüglichen Vorstellungen im vorigen Jahrhundert fast unbemerkt. Erst die „Naturphilosophie", im Anfange unseres Jahrhunderts, ging darauf ein. In der ganzen früheren Zeit hat man die Frage nach der Entstehung der Arten, in der die Stammesgeschichte eigentlich gipfelt, überhaupt niemals ernstlich aufzuwerfen gewagt; sie galt fast allgemein für ein unlösbares Räthsel.

Die ganze Phylogenie des Menschen sowohl als auch der übrigen Thiere hängt auf das Innigste mit der Frage von der Natur der Arten oder Species zusammen, mit dem Problem, wie die einzelnen Thier-Formen, die wir im Systeme als Species unterscheiden, entstanden sind. Der Begriff der Art oder Species tritt hierbei in den Vordergrund. Bekanntlich wurde dieser Begriff von Linné aufgestellt, der 1735 in seinem berühmten „Systema naturae" zum ersten Male eine genaue Unterscheidung und Benennung der Thier- und Pflanzenarten versuchte und ein geordnetes Verzeichniss der damals bekannten Arten aufstellte. Seitdem blieb die „Species" in der „beschreibenden Naturgeschichte", in der systematischen Zoologie und Botanik, der wichtigste und unentbehrlichste Collectiv-Begriff, obgleich unaufhörliche Streitigkeiten über die eigentliche Bedeutung desselben geführt wurden.

Was ist denn eigentlich diese „organische Art oder Species"? Linné selbst machte sich darüber keine klaren wissenschaftlichen Vorstellungen. Vielmehr stützte er sich auf die mythologischen Anschauungen, welche der herrschende Kirchenglaube auf Grund der mosaischen Schöpfungsgeschichte darüber eingeführt hatte und welche bis heute in ziemlich allgemeiner Geltung geblieben sind. Ja, er knüpfte sogar unmittelbar an die mosaische Schöpfungsgeschichte an; wie es dort geschrieben steht, nahm er an, dass von jeder Thier- und Pflanzenart ursprünglich nur ein Paar geschaffen sei, wie es bei Moses heisst: „ein Männlein und ein Fräulein"; die sämmtlichen Individuen jeder Art seien die Nachkommen dieses zuerst am sechsten Schöpfungstage geschaffenen Urpaares. Für diejenigen Organismen, welche Zwitter oder Hermaphroditen sind, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane in ihrem Körper vereinigt tragen, war es nach Linné's Ansicht genügend, dass nur ein einziges Individuum geschaffen sei, da ein solches die Fähigkeit zur Fort-

pflanzung der Art bereits vollständig besessen habe. Bei der weiteren Ausbildung dieser mythologischen Vorstellungen schloss sich LINNÉ auch darin noch an Moses an, dass er die sogenannte „Sintfluth" und den damit zusammenhängenden Mythus von der Arche Noah für die Chorologie der Organismen, d. h. für die Lehre von der geographischen und topographischen Verbreitung der Thier- und Pflanzen-Arten verwerthete. Mit Moses nahm er an, dass damals durch eine grosse allgemeine Ueberschwemmung der Erde alle Pflanzen, Thiere und Menschen zu Grunde gegangen seien; nur je ein Paar wäre für die Erhaltung der Arten gerettet, in der Arche Noah aufbewahrt und nach beendigter Sintfluth auf dem Berge Ararat an das Land gesetzt worden. Der Berg Ararat schien ihm für diese Landung deshalb besonders geeignet, weil er in einem warmen Klima sich bis über 16 000 Fuss Höhe erhebt, und also in seinen Höhenzonen die verschiedenen Klimate besitzt, die für die Erhaltung der verschiedenen Thierarten nothwendig waren. Die an ein kaltes Klima gewöhnten Thiere konnten auf die Höhe des Berges hinaufsteigen, die an ein warmes Klima gewöhnten an den Fuss hinabgehen und die Bewohner der gemässigten Zone auf der Mitte des Berges sich aufhalten; von hier aus konnte auf's Neue die Ausbreitung der verschiedenen Thier- und Pflanzenarten über die Erdoberfläche stattfinden [25]).

Von einer wissenschaftlichen Ausbildung der Schöpfungsgeschichte konnte zu LINNÉ's Zeit schon deshalb keine Rede sein, weil eine ihrer wichtigsten Grundlagen, die Petrefactenkunde oder Paläontologie, damals noch gar nicht existirte. Nun hängt aber gerade die Lehre von den Versteinerungen, von den übrig gebliebenen Resten der ausgestorbenen Thier- und Pflanzen-Arten, auf das Engste mit der ganzen Schöpfungsgeschichte zusammen. Die Frage, wie die heute lebenden Thier- und Pflanzen-Arten entstanden sind, ist ohne Rücksicht auf jene nicht zu lösen. Allein die Kenntniss dieser Versteinerungen fällt in viel spätere Zeit, und als den eigentlichen Begründer der wissenschaftlichen Paläontologie können wir erst GEORGE CUVIER nennen, den bedeutendsten Zoologen, der nächst LINNÉ das Thiersystem bearbeitete und im Beginne unseres Jahrhunderts eine vollständige Reform der systematischen Zoologie herbeiführte. Der Einfluss dieses berühmten Naturforschers, welcher vorzugsweise in den ersten drei Decennien unseres Jahrhunderts eine ausserordentlich fruchtbare Wirksamkeit entfaltete, war so gross, dass er fast in allen Theilen der wissenschaftlichen Zoologie, namentlich aber in der Systematik, in der

vergleichenden Anatomie und in der Versteinerungskunde, neue Bahnen eröffnete. Es ist deshalb von Wichtigkeit, die Anschauungen in's Auge zu fassen, welche sich Cuvier vom Wesen der Art bildete. In dieser Beziehung schloss er sich an Linné und die mosaische Schöpfungsgeschichte an, obgleich ihm der Anschluss durch seine Kenntniss der versteinerten Thierformen sehr erschwert wurde. Er zeigte zum ersten Male in klarer Weise, dass auf unserem Erdballe eine Anzahl von ganz verschiedenen Bevölkerungen gelebt habe. Er zeigte ferner, dass wir mehrere verschiedene Hauptabschnitte in der Erdgeschichte unterscheiden müssen, deren jeder eine ganz eigenthümliche, nur ihm zukommende Bevölkerung von Thieren und Pflanzen aufzweisen hat.

Natürlich musste sich Cuvier unmittelbar die Frage aufdrängen, woher diese verschiedenen Bevölkerungen gekommen seien, ob sie im Zusammenhange mit einander stünden oder nicht. Er beantwortete diese Frage verneinend, und behauptete, dass die verschiedenen Schöpfungen völlig unabhängig von einander seien, dass also der übernatürliche Schöpfungsact, durch welchen nach der herrschenden Schöpfungsgeschichte die Thier- und Pflanzen-Arten entstanden seien, mehrere Male stattgefunden haben müsse. Demnach musste eine Reihe von ganz verschiedenen Schöpfungsperioden auf einander gefolgt sein, und im Zusammenhange damit mussten wiederholt grossartige Umwälzungen der gesammten Erdoberfläche, Revolutionen und Kataklysmen, ähnlich der mythischen Sintfluth, stattgefunden haben. Diese Katastrophen und Umwälzungen beschäftigten Cuvier um so mehr, als zu jener Zeit die Geologie ebenfalls sich mächtig zu rühren begann, und grosse Fortschritte in der Erkenntniss vom Bau und der Entstehung des Erdkörpers gemacht wurden. Von anderer Seite, insbesondere durch den berühmten Geologen Werner und seine Schule, wurden die verschiedenen Schichten der Erdrinde genau untersucht, die Versteinerungen, welche in diesen Schichten eingeschlossen sind, systematisch bearbeitet, und auch diese Untersuchungen führten zu der Annahme verschiedener Schöpfungsperioden. In jeder Periode zeigte sich die anorganische Erdrinde, die aus verschiedenen Schichten zusammengesetzte Oberfläche der Erde, ebenso verschieden beschaffen, wie die Bevölkerung von Thieren und Pflanzen, welche damals auf derselben lebte. Indem Cuvier diese Ansicht mit den Ergebnissen seiner paläontologischen und zoologischen Untersuchungen combinirte und über den ganzen Entwickelungsgang der Schöpfung klar zu werden suchte, gelangte er zu der Hypothese, welche man die

Kataklysmen- oder Katastrophen-Theorie, die Lehre von den gewaltsamen Revolutionen des Erdballs zu nennen pflegt. Nach dieser Lehre haben auf unserer Erde wiederholt zu bestimmten Zeiten Umwälzungen stattgefunden, durch welche die ganze lebende Bevölkerung plötzlich vernichtet wurde, und am Ende jeder dieser Katastrophen hat eine totale Neuschöpfung der Organismen stattgefunden. Da wir letztere uns nicht auf natürlichem Wege erklären können, müssen wir dafür übernatürliche Eingriffe des Schöpfers in den natürlichen Gang der Dinge annehmen. Diese Revolutionslehre, welche Cuvier in einem besonderen, auch ins Deutsche übersetzten Werke behandelte, wurde bald allgemein anerkannt und blieb ein halbes Jahrhundert hindurch in der Biologie herrschend.

Allerdings wurde schon vor sechzig Jahren Cuvier's Katastrophenlehre von Seiten der Geologen gründlich widerlegt, und zwar zuerst durch den englischen Geologen Charles Lyell, den bedeutendsten Naturforscher, der dieses Gebiet beherrschte. Er führte in seinen bahnbrechenden *„Principles of geology"* schon im Jahre 1830 den Nachweis, dass jene Lehre falsch sei, in soweit sie die Erdrinde selbst betreffe; dass man, um den Bau und die Entwickelung der Gebirge zu begreifen, keineswegs zu übernatürlichen Ursachen oder zu allgemeinen Katastrophen seine Zuflucht nehmen müsse; vielmehr seien zur Erklärung dieser Erscheinungen die gewöhnlichen Ursachen ausreichend, welche noch jetzt in jeder Stunde an der Umbildung und Umarbeitung unserer Erdoberfläche thätig sind. Diese Ursachen sind die atmosphärischen Einflüsse, das Wasser in seinen verschiedenen Formen, als Schnee und Eis, Nebel und Regen, der fliessende Strom und die Brandung des Meeres; endlich die vulkanischen Erscheinungen, welche durch die heissflüssige innere Erdmasse bewirkt werden. In überzeugender Weise wurde von Lyell der Nachweis geführt, dass diese natürlichen Ursachen vollständig ausreichen, um alle Erscheinungen im Bau und in der Entwickelung der Erdrinde zu erklären. Daher wurde in kurzer Zeit auf dem Gebiete der Geologie die Lehre Cuvier's von den Umwälzungen und Neuschöpfungen ganz verlassen.

Trotzdem blieb diese Theorie auf dem Gebiete der Biologie noch dreissig Jahre lang in unangefochtener Geltung. Die gesammten Zoologen und Botaniker, soweit sie sich überhaupt auf Gedanken über die Entstehung der Organismen einliessen, hielten fest an Cuvier's falscher Lehre von den wiederholten Neuschöpfungen und den damit verbundenen Revolutionen der Erdoberfläche. Das ist gewiss eines der merkwürdigsten Beispiele, wie zwei nahe ver-

wandte Wissenschaften lange Zeit hindurch einen ganz verschiedenen Weg neben einander einschlagen; die eine, die Biologie, bleibt auf dem dualistischen Wege weit zurück und leugnet überhaupt die Möglichkeit, die „Schöpfungsfragen" durch natürliche Erkenntniss zu lösen; die andere, die Geologie, ist daneben auf dem monistischen Wege schon weit vorgeschritten, und hat dieselben Fragen durch Erkenntniss der wahren Ursachen gelöst.

Um zu begreifen, welche völlige Resignation während des Zeitraums von 1830—1859 mit Bezug auf die Entstehung der Organismen, auf die Schöpfung der Thier- und Pflanzenarten in der Biologie herrschte, führe ich Ihnen aus meiner eigenen Erfahrung die Thatsache an, dass ich während meiner ganzen Universitäts-Studien niemals ein Wort über diese wichtigste Grundfrage der Biologie gehört habe. Ich hatte während dieser Zeit (1852—1857) das Glück, die ausgezeichnetsten Lehrer auf allen Gebieten der organischen Naturwissenschaft zu hören: keiner derselben hat je von dieser Grundfrage gesprochen; keiner von ihnen hat die Frage von der Entstehung der Arten auch nur einmal berührt. Niemals wurden die früher gemachten Versuche, die Entstehung der Thier- und Pflanzenarten zu begreifen, auch nur mit einem Worte hervorgehoben; niemals wurde die höchst bedeutende *„Philosophie zoologique"* von Lamarck, die diesen Versuch schon im Jahre 1809 unternahm, überhaupt der Erwähnung für werth gehalten. Sie werden daher den colossalen Widerstand begreifen, den Darwin fand, als er zum ersten Male diese Frage wieder in Angriff nahm. Sein Versuch schien zunächst völlig in der Luft zu schweben und auf gar keine früheren Vorarbeiten sich zu stützen. Das ganze Problem der Schöpfung, die ganze Frage nach der Entstehung der Organismen, galt in der Biologie noch bis zum Jahre 1859 für supranaturalistisch und transscendental; ja selbst auf dem Gebiete der speculativen Philosophie, wo man doch von verschiedenen Seiten auf diese Frage hingedrängt wurde, hatte Niemand gewagt, ernstlich dieselbe in Angriff zu nehmen.

Dieser letzte Umstand ist wohl hauptsächlich durch den dualistischen Standpunkt Immanuel Kant's und durch die ausserordentliche Bedeutung zu erklären, welche dieser einflussreichste unter den neueren Philosophen während unseres Jahrhunderts behauptet hat. Während nämlich dieser grosse Genius, gleich bedeutend als Naturforscher wie als Philosoph, auf dem Gebiete der anorganischen Natur sehr wesentlich an einer „natürlichen Schöpfungsgeschichte" arbeitete, vertrat er in Bezug auf die Ent-

stehung der Organismen meistens den supranaturalistischen Standpunkt. Einerseits machte KANT in seiner „allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels" den glücklichsten und bedeutendsten „Versuch, die Verfassung und den mechanischen Ursprung des ganzen Weltgebäudes nach NEWTON'schen Grundsätzen abzuhandeln", d. h. mit anderen Worten, mechanisch zu begreifen, monistisch zu erkennen; und dieser Versuch, durch natürliche wirkende Ursachen (*causae efficientes*) den Ursprung der ganzen Welt zu erklären, bildet noch heute die Basis unserer ganzen natürlichen Kosmogenie. Anderseits aber behauptete KANT, dass das hier angewendete „Princip des Mechanismus der Natur, ohne das es ohnedies keine Naturwissenschaft geben kann", für die Erklärung der organischen Naturerscheinungen, und namentlich der Entstehung der Organismen, durchaus nicht hinreichend sei; dass man für die Entstehung dieser zweckmässig eingerichteten Naturkörper vielmehr übernatürliche zweckthätige Ursachen (*causae finales*) annehmen müsse. Ja, er behauptet sogar: „Es ist ganz gewiss, dass wir die organisirten Wesen und deren innere Möglichkeit nach bloss mechanischen Principien der Natur nicht einmal zureichend kennen lernen, viel weniger uns erklären können, und zwar so gewiss, dass man dreist sagen kann: Es ist für Menschen ungereimt, auch nur einen solchen Anschlag zu fassen, oder zu hoffen, dass noch etwa dereinst ein NEWTON aufstehen könne, der auch nur die Erzeugung eines Grashalmes nach Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet hat, begreiflich machen werde; sondern man muss diese Einsicht dem Menschen schlechterdings absprechen." Damit hat KANT ganz entschieden den dualistischen und teleologischen Standpunkt bezeichnet, den er in der organischen Naturwissenschaft beibehielt[27]).

Allerdings hat KANT diesen Standpunkt bisweilen verlassen, und namentlich an einigen sehr merkwürdigen Stellen, die ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" (im fünften Vortrage) ausführlich besprochen habe, sich in ganz entgegengesetztem, monistischem Sinne ausgesprochen. Ja, man könnte ihn auf Grund dieser Stellen, wie ich dort hervorhob, sogar geradezu als einen Anhänger der Descendenz-Theorie bezeichnen. Mehrere, sehr bedeutungsvolle Aeusserungen, welche FRITZ SCHULTZE in seiner interessanten Schrift: „KANT und DARWIN" wieder an das Licht gezogen hat, berechtigen uns wirklich dazu, KANT als einen der ältesten Propheten des Darwinismus zu betrachten. Er spricht bereits mit voller Klarheit den grossen Gedanken einer allum-

fassenden einheitlichen Entwickelung aus; er nimmt eine „Abartung von dem Urbilde der Stammgattung durch natürliche Wanderungen“ an. Ja, Kant behauptet sogar, dass „die ursprüngliche Gangart des Menschen die vierfüssige gewesen ist, dass die zweifüssige sich erst allmählich entwickelt, und dass der Mensch erst allmählich sein Haupt über seine alten Kameraden, die Thiere, so stolz erhoben hat“. Allein diese klaren monistischen Aeusserungen sind doch, im Ganzen genommen, nur einzelne Lichtblicke, und für gewöhnlich hielt Kant in der Biologie an jenen dunkeln dualistischen Vorstellungen fest, wonach in der organischen Natur ganz andere Kräfte walten, als in der anorganischen. Diese dualistische oder zwiespältige Naturauffassung ist auch noch heute in der Philosophie der Schule vorherrschend, und noch heute betrachten die meisten Philosophen diese beiden Erscheinungsgebiete als ganz verschieden: einerseits das anorganische Naturgebiet, die sogenannte „leblose“ Natur, wo nur mechanische Gesetze (*causae efficientes*) mit Nothwendigkeit, ohne bewussten Zweck, wirken sollen; anderseits das Gebiet der belebten organischen Natur, wo alle Erscheinungen in ihrem tiefsten Wesen und ersten Entstehen nur begreiflich werden sollen durch Annahme vorbedachter Zwecke oder sogenannter zweckthätiger Ursachen (*causae finales*).

Unter der Herrschaft dieser falschen dualistischen Vorurtheile galt demnach bis zum Jahre 1859 die Frage nach der Entstehung der Thier- und Pflanzenarten und die damit zusammenhängende Frage nach der „Schöpfung des Menschen“ in den weitesten Kreisen überhaupt nicht als Gegenstand wissenschaftlicher Erkenntniss. Trotzdem begannen schon im Anfange unseres Jahrhunderts einzelne sehr bedeutende Geister, unbeirrt durch die herrschenden Dogmen, jene Fragen ernstlich in Angriff zu nehmen. Insbesondere gebührt dieses Verdienst der sogenannten „Schule der älteren Naturphilosophie“, welche so vielfach verläumdet worden ist, und welche in Frankreich vorzugsweise durch Jean Lamarck, Buffon, Geoffroy St. Hilaire und Blainville, in Deutschland durch Wolfgang Goethe, Reinhold Treviranus, Schelling und Lorenz Oken vertreten war.

Derjenige geistvolle Naturphilosoph, der in der kühnsten und umfassendsten Weise jene unnahbaren Fragen angriff, war Jean Lamarck. Derselbe ist am 1. August 1744 zu Bazentin in der Picardie geboren,[1] der Sohn eines Pfarrers, der ihn für den theologischen Beruf bestimmte. Er wandte sich jedoch zunächst dem ruhmverheissenden Kriegerstande zu, zeichnete sich als sechzehn-

jähriger Knabe in dem für die Franzosen unglücklichen Gefecht bei Lippstadt in Westfalen durch Tapferkeit aus und lag dann einige Jahre in Garnison im südlichen Frankreich. Hier lernte er die interessante Flora der Mittelmeerküste kennen und wurde durch sie bald ganz für das Studium der Botanik gewonnen. Er gab seine Offizierstelle auf und veröffentlichte schon im Jahre 1778 seine grundlegende *Flore française.* Lange Zeit hindurch konnte er keine wissenschaftliche Stellung erlangen; erst in seinem fünfzigsten Lebensjahre (1794) erhielt er eine dürftige Professur für Zoologie am Museum des Pariser Pflanzengartens. Hierdurch wurde er tiefer in die Zoologie hineingeführt, in deren Systematik er bald ebenso werthvolle und bedeutende Arbeiten lieferte, wie vordem in der systematischen Botanik. 1802 veröffentlichte er seine *„Considérations sur les corps vivants“,* in denen die ersten Keime seiner Descendenz-Theorie liegen. 1809 erschien die höchst bedeutende *„Philosophie zoologique“,* das Hauptwerk, in welchem er diese Theorie ausführte. 1815 publicirte er die umfangreiche Naturgeschichte der wirbellosen Thiere (*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*), in deren Einleitung dieselbe ebenfalls entwickelt ist. Um diese Zeit erblindete Lamarck vollständig. Das neidische Schicksal war ihm niemals hold. Während sein glücklicher Hauptgegner, Cuvier, in Paris die höchsten Stufen wissenschaftlichen Ruhmes und einflussreicher Stellung erklomm, musste der grosse Lamarck, der ihm in Bezug auf umfassende Speculation und grossartige Naturauffassung weit überlegen war, in einsamer Abgeschiedenheit mit der bittern Noth des Lebens kämpfen und konnte keine Anerkennung erringen. Er beschloss 1829 sein arbeitsreiches Leben unter den dürftigsten äusseren Verhältnissen [28]).

Lamarck's *Philosophie zoologique* war der erste wissenschaftliche Entwurf einer wahren Entwickelungsgeschichte der Arten, einer „natürlichen Schöpfungsgeschichte“ der Pflanzen, der Thiere und des Menschen. Die Wirkung dieses merkwürdigen gedankenreichen Buches war aber gleich der des grundlegenden Wolff'schen Werkes, nämlich gleich Null; beide fanden kein Verständniss und keine Anerkennung bei den befangenen Zeitgenossen. Kein Naturforscher fühlte sich damals veranlasst, sich ernstlich um dieses Buch zu bekümmern und die darin niedergelegten Keime der wichtigsten biologischen Fortschritte weiter zu entwickeln. Die bedeutendsten Botaniker und Zoologen verwarfen dasselbe ganz und hielten es keiner Widerlegung für bedürftig. Cuvier, der gleichzeitig mit Lamarck in Paris lehrte und arbeitete, hat es nicht der Mühe werth gefunden,

in seinem Berichte über die Fortschritte der Naturwissenschaften, in dem die geringfügigsten Beobachtungen Platz fanden, diesen grössten „Fortschritt" auch nur mit einer Sylbe zu erwähnen. Kurz Lamarck's zoologische Philosophie theilte das Schicksal von Wolff's Entwickelungs-Theorie und wurde ein halbes Jahrhundert hindurch allgemein ignorirt und todtgeschwiegen. Sogar die deutschen Naturphilosophen, namentlich Oken und Goethe, die gleichzeitig mit ähnlichen Speculationen sich trugen, scheinen Lamarck's Werk nicht gekannt zu haben. Wären sie damit bekannt gewesen, so würden sie durch dasselbe wesentlich gefördert worden sein, und hätten wohl schon damals die Entwickelungstheorie viel weiter ausgebaut, als es ihnen möglich geworden ist.

Um ihnen eine Vorstellung von der hohen Bedeutung der *Philosophie zoologique* zu geben, will ich nur einige der wichtigsten von Lamarck's Ideen hier kurz andeuten. Es giebt nach seiner Auffassung keinen wesentlichen Unterschied zwischen lebendiger und lebloser Natur; die ganze Natur ist eine einzige zusammenhängende Erscheinungswelt, und dieselben Ursachen, welche die leblosen Naturkörper bilden und umbilden, dieselben Ursachen sind allein auch in der lebendigen Natur wirksam. Demgemäss haben wir auch dieselbe Forschungs- und Erklärungsmethode für die eine wie für die andere anzuwenden. Das Leben ist nur ein physikalisches Phänomen. Alle Organismen, die Pflanzen, die Thiere und an ihrer Spitze der Mensch, sind in ihren inneren und äusseren Formverhältnissen ganz ebenso wie die Mineralien und alle leblosen Naturkörper nur durch mechanische Ursachen (*causae efficientes*), ohne zweckthätige Ursachen (*causae finales*) zu erklären. Dasselbe gilt von der Entstehung der verschiedenen Arten. Für diese können wir naturgemäss keinen ursprünglichen Schöpfungsact, ebenso wenig wiederholte Neuschöpfungen (wie bei Cuvier's Katastrophen-Lehre), sondern nur natürliche, ununterbrochene und nothwendige Entwickelung annehmen. Der ganze Entwickelungsgang der Erde und ihrer Bewohner ist continuirlich, zusammenhängend. Alle verschiedenen Thier- und Pflanzenarten, die wir jetzt vorfinden, und die jemals gelebt haben, alle haben sich auf natürlichem Wege aus früher dagewesenen und davon verschiedenen Arten hervorgebildet; alle stammen von einer einzigen oder von wenigen gemeinsamen Stammformen ab. Diese ältesten Stammformen können nur ganz einfache und niedrigste Organismen gewesen sein, durch Urzeugung aus anorganischer Materie entstanden. Die Arten oder Species der Organismen sind beständig durch Anpassung an die wechselnden äusseren Lebensverhältnisse

(namentlich durch Uebung und Gewohnheit) umgeändert worden und haben ihre Umbildung durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen.

Das sind die Grundzüge der Theorie Lamarck's, die wir heute Abstammungslehre oder Umbildungslehre nennen, und die Darwin erst fünfzig Jahre später zur Anerkennung gebracht und durch neue Beweisgründe fest gestützt hat. Lamarck ist also der eigentliche Begründer dieser Descendenz-Theorie oder Transmutations-Theorie, und es ist nicht richtig, wenn heutzutage häufig Darwin als der erste Urheber derselben genannt wird. Lamarck war der erste, welcher die natürliche Entstehung aller Organismen, mit Inbegriff des Menschen, als wissenschaftliche Theorie formulirte und zugleich die beiden extremsten Consequenzen dieser Theorie zog: nämlich erstens die Lehre von der Entstehung der ältesten Organismen durch Urzeugung, und zweitens die Abstammung des Menschen von den menschenähnlichsten Säugethieren, den Affen.

Diesen letzteren wichtigen Vorgang, der uns hier vorzugsweise interessirt, suchte Lamarck durch dieselben bewirkenden Ursachen zu erklären, welche er auch für die natürliche Entstehung der Thier- und Pflanzenarten in Anspruch nahm. Als die wichtigsten dieser Ursachen betrachtet er die Uebung und Gewohnheit (Anpassung) einerseits, die Vererbung anderseits. Die bedeutendsten Umbildungen in den Organen der Thiere und Pflanzen sind nach ihm durch die Function, durch die Thätigkeit dieser Organe selbst entstanden, durch die Uebung oder Nichtübung, durch den Gebrauch oder Nichtgebrauch derselben. Um ein paar Beispiele anzuführen, so haben der Specht und der Colibri ihre eigenthümliche lange Zunge durch die Gewohnheit erhalten, ihre Nahrung mittelst der Zunge aus engen tiefen Spalten oder Canälen herauszuholen; der Frosch hat die Schwimmhäute zwischen seinen Zehen durch die Schwimmbewegungen selbst erworben; die Giraffe hat ihren langen Hals durch das Hinaufstrecken desselben nach den Zweigen der Bäume erhalten u. s. w. Allerdings sind die Gewohnheit, der Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe als bewirkende Ursachen der organischen Formbildung von höchster Wichtigkeit; allein sie reichen doch für sich allein nicht aus, um die Umbildung der Arten zu erklären. Als zweite nicht minder wichtige Ursache muss vielmehr mit dieser Anpassung die Vererbung zusammenwirken, wie das auch Lamarck ganz richtig erkannte. Er behauptete nämlich, dass an sich zwar die Veränderung der Organe durch Uebung oder Gebrauch bei jedem einzelnen Individuum zunächst nur sehr unbedeutend sei, dass sie aber durch

Häufung oder Cumulation der Einzelwirkungen sehr bedeutend werde, indem sie sich von Generation zu Generation vererbe und so summire. Das war ein vollkommen richtiger Grundgedanke. Allein es fehlte Lamarck noch vollständig das Princip, welches Darwin erst später als den wichtigsten Factor in die Umbildungstheorie einführte, nämlich das Princip der natürlichen Züchtung im Kampfe um's Dasein. Theils der Umstand, dass Lamarck nicht zur Entdeckung dieses ausserordentlich wichtigen Causalverhältnisses gelangte, theils der niedrige Zustand aller biologischen Wissenschaften zu jener Zeit verhinderten ihn, seine Theorie von der gemeinsamen Abstammung der Thiere und des Menschen fester zu begründen.

Auch die Entstehung des Menschen aus dem Affen suchte Lamarck vor Allem durch Fortschritte in den Lebensgewohnheiten der Affen zu erklären: durch fortschreitende Entwickelung und Uebung ihrer Organe, und Vererbung der so erworbenen Vervollkommnungen auf die Nachkommen. Unter diesen Vervollkommnungen betrachtet Lamarck als die wichtigsten den aufrechten Gang des Menschen, die verschiedene Gestaltung der Hände und Füsse, die Ausbildung der Sprache und die damit verbundene höhere Entwickelung des Gehirns. Er nahm an, dass die menschenähnlichsten Affen, welche die Stammeltern des Menschengeschlechtes wurden, den ersten Schritt zur Menschenwerdung dadurch gethan hätten, dass sie die kletternde Lebensweise auf Bäumen aufgaben und sich an den aufrechten Gang gewöhnten. In Folge dessen trat die dem Menschen eigenthümliche Haltung und Umbildung der Wirbelsäule und des Beckens, sowie die Differenzirung der beiden Gliedmaassen-Paare ein: das vordere Paar entwickelte sich zu Händen, die bloss zum Greifen und Tasten dienten; das hintere Paar wurde nur noch zum Gehen gebraucht und bildete sich dadurch zum reine Fusse aus.

In Folge dieser ganz veränderten Lebensweise und in Folge der Correlation oder Wechselbeziehung der verschiedenen Körpertheile und ihrer Functionen traten nun aber auch bedeutende Veränderungen in anderen Organen und in deren Functionen ein. So wurde namentlich in Folge der veränderten Nahrung der Kiefer-Apparat und das Gebiss, sowie im Zusammenhang damit die ganze Gesichtsbildung verändert. Der Schwanz, der nicht mehr gebraucht wurde, ging allmählich verloren. Da aber diese Affen in Gesellschaften beisammen lebten und geordnete Familienverhältnisse besassen (wie es noch jetzt bei den höheren Affen der Fall ist), so wurden vor allen diese geselligen Gewohnheiten oder die sogenannten

„socialen Instincte“ höher entwickelt. Die blosse Lautsprache der Affen wurde zur Wortsprache des Menschen; aus den concreten Eindrücken wurden die abstracten Begriffe gesammelt. Stufe für Stufe entwickelte sich so das Gehirn in Correlation zum Kehlkopf, das Organ der Seelenthätigkeit in Wechselwirkung zum Organ der Sprache. In diesen höchst wichtigen Ideen LAMARCK's liegen bereits die ersten und ältesten Keime zu einer wahren Stammesgeschichte des Menschen.

Unabhängig von LAMARCK beschäftigte sich gegen Ende des vorigen und im Beginne dieses Jahrhunderts mit dem Schöpfungs-Problem auch die ältere deutsche Naturphilosophie, insbesondere REINHOLD TREVIRANUS in seiner Biologie (1802) und LORENZ OKEN in seiner Naturphilosophie (1809). Ich habe dieselben in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ besprochen (IV. Vortrag, VIII. Aufl., S. 83—95). Hier wollen wir nur jenes strahlenden Genius gedenken, dessen transformistische Ideen uns ganz besonders interessiren müssen, unseres grössten Dichters, WOLFGANG GOETHE. Bekanntlich wurde GOETHE durch sein offenes Auge für alle Schönheiten der Natur und durch sein tiefes Verständniss ihres Wirkens schon frühzeitig zu den verschiedensten naturwissenschaftlichen Studien angeregt. Sie blieben sein ganzes Leben hindurch die Lieblingsbeschäftigung seiner Mussestunden. Insbesondere hat ihn die Farbenlehre zu der bekannten umfangreichen Arbeit veranlasst. Die werthvollsten und bedeutendsten von GOETHE's Naturstudien sind aber diejenigen, welche sich auf die organischen Naturkörper, auf „das Lebendige, dieses herrliche, köstliche Ding“ beziehen. Ganz besonders tiefe Forschungen stellte er im Gebiete der Formenlehre, der Morphologie an. Hier erzielte er mit Hülfe der vergleichenden Anatomie viele glänzende Resultate und eilte seiner Zeit weit voraus. Die Wirbeltheorie des Schädels, die Entdeckung des Zwischenkiefers beim Menschen, die Lehre von der Metamorphose der Pflanzen u. s. w. sind hier besonders hervorzuheben [29]. Diese morphologischen Studien führten nun GOETHE zu Untersuchungen über „Bildung und Umbildung organischer Naturen“, die wir zu den ältesten Keimen der Stammesgeschichte rechnen müssen. Er kommt dabei der Descendenz-Theorie so nahe, dass wir ihn nächst LAMARCK zu den ältesten Begründern derselben zählen können. Allerdings hat GOETHE niemals eine zusammenhängende wissenschaftliche Darstellung seiner Entwickelungs-Theorie gegeben; aber wenn Sie seine geistvollen vermischten Aufsätze „zur Morphologie“ lesen, so finden Sie darin eine Menge der trefflichsten

Ideen versteckt. Einige derselben sind geradezu als Anfänge der Abstammungslehre zu bezeichnen. Als Belege will ich hier nur ein paar der merkwürdigsten Sätze anführen: „Dies also hätten wir gewonnen, ungescheut behaupten zu dürfen, dass alle vollkommneren organischen Naturen, worunter wir Fische, Amphibien, Vögel, Säugethiere und an der Spitze der letzten den Menschen sehen, alle nach einem Urbilde geformt seien, das nur in seinen sehr beständigen Theilen mehr oder weniger hin- und herweicht, und sich noch täglich durch Fortpflanzung aus- und umbildet" (1796). Das „Urbild" der Wirbelthiere, nach dem auch der Mensch geformt ist, entspricht unserer „gemeinsamen Stammform des Vertebraten-Stammes", aus welcher alle verschiedene Arten der Wirbelthiere durch „tägliche Ausbildung, Umbildung und Fortpflanzung" entstanden sind. An einer anderen Stelle sagt Goethe (1807): „Wenn man Pflanzen und Thiere in ihrem unvollkommensten Zustande betrachtet, so sind sie kaum zu unterscheiden. So viel aber können wir sagen, dass die aus einer kaum zu sondernden Verwandtschaft als Pflanzen und Thiere nach und nach hervortretenden Geschöpfe nach zwei entgegengesetzten Seiten sich vervollkommnen, so dass die Pflanze sich zuletzt im Baume dauernd und starr, das Thier im Menschen zur höchsten Beweglichkeit und Freiheit sich verherrlicht."

Dass Goethe in diesen und anderen Aussprüchen den inneren verwandtschaftlichen Zusammenhang der organischen Formen nicht bloss bildlich, sondern im genealogischen Sinne auffasst, geht noch deutlicher aus einzelnen merkwürdigen Stellen hervor, in denen er sich über die Ursachen der äusseren Arten-Mannichfaltigkeit einerseits, der inneren Einheit des Baues anderseits äussert. Er nimmt an, dass jeder Organismus durch das Zusammenwirken zweier entgegengesetzter Gestaltungskräfte oder Bildungstriebe entstanden ist: Der innere Bildungstrieb, die „Centripetalkraft", der Typus oder der „Specificationstrieb" sucht die organischen Species-Formen in der Reihe der Generationen beständig gleich zu erhalten: das ist die Vererbung. Der äussere Bildungstrieb hingegen, die „Centrifugalkraft", die Variation oder der „Metamorphosen-Trieb" wirkt durch die beständige Veränderung der äusseren Existenz-Bedingungen fortwährend umbildend auf die Arten ein: das ist die Anpassung. Mit dieser bedeutungsvollen Anschauung trat Goethe bereits nahe an die Erkenntniss der beiden grossen mechanischen Factoren heran, die wir als die wichtigsten bewirkenden Ursachen der Species-Bildung in Anspruch nehmen.

Allerdings muss man, um GOETHE's morphologische Ansichten richtig zu würdigen, den ganzen eigenthümlichen Gang seiner monistischen Naturforschung und seiner pantheistischen Weltanschauung im Zusammenhang erfassen. Sehr bezeichnend dafür ist insbesondere das lebendige, warme Interesse, mit welchem er noch bis zu seinen letzten Lebenstagen die gleichgerichteten Bestrebungen der französischen Naturphilosophen und namentlich den Kampf zwischen CUVIER und GEOFFROY St. HILAIRE verfolgte (vergl. den IV. Vortrag in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte", S. 77 bis 80). Auch muss man einigermaassen mit GOETHE's Sprache und Gedankengang vertraut sein, um die mannichfachen, auf die Abstammungslehre bezüglichen, oft gelegentlich hingeworfenen Aeusserungen richtig zu verstehen. Wer unseren grossen Dichter und Denker überhaupt nicht kennt, wird auch aus letzteren gelegentlich das Gegentheil herauslesen.

In einem Vortrage, welchen ich 1882 auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Eisenach hielt, habe ich versucht, „die Naturanschauung von DARWIN, GOETHE und LAMARCK" eingehend zu vergleichen, und in ihrer hohen Bedeutung für die pantheistische Philosophie zu beleuchten. Nach meiner Ueberzeugung standen diese drei grossen Geisteshelden auf demselben Boden des Monismus oder der einheitlichen, naturwissenschaftlichen Weltanschauung; sie hegten dieselbe fundamentale Ueberzeugung von der Einheit Gottes und der Natur, welche schon SPINOZA und GIORDANO BRUNO vertraten, und welcher GOETHE in seinen herrlichen Betrachtungen über „Gott und Welt" einen so formvollendeten Ausdruck gegeben hat. Daraus erklärt sich auch das lebendige Interesse, welches unser grösster Dichter für jene höchsten Fragen der Biologie bis zum letzten Athemzuge bewahrte. Aus den zahlreichen Sätzen, die ich in meiner Generellen Morphologie als Leitworte über die einzelnen Capitel gesetzt habe, geht klar hervor, wie tief GOETHE den inneren genetischen Zusammenhang der mannichfaltigen organischen Formen erfasste. Er näherte sich damit schon gegen Ende des vorigen Jahrhunderts den Principien der natürlichen Stammesgeschichte so sehr, dass er als einer der ersten Vorläufer DARWIN's aufgefasst werden kann, wenngleich er nicht dazu gelangte, die Descendenz-Theorie nach Art von LAMARCK in ein wissenschaftliches System zu bringen [29].

Fünfter Vortrag.

Die neuere Stammesgeschichte.

„Betrachtet man die embryologische Bildung des Menschen, die Homologien, welche er mit den niederen Thieren darbietet, die Rudimente, welche er behalten hat, und die Fälle von Rückschlag, denen er ausgesetzt ist, so können wir uns theilweise in unserer Phantasie den früheren Zustand unserer ehemaligen Urerzeuger construiren, und können dieselben annäherungsweise in der zoologischen Reihe an ihren gehörigen Platz bringen. Wir lernen daraus, dass der Mensch von einem behaarten Vierfüsser abstammt, welcher mit einem Schwanze und zugespitzten Ohren versehen, wahrscheinlich in seiner Lebensweise ein Baumthier und ein Bewohner der alten Welt war. Dieses Wesen würde, wenn sein ganzer Bau von einem Zoologen untersucht worden wäre, unter die Affen classificirt worden sein, so sicher, als es der gemeinsame und noch ältere Urerzeuger der Affen der alten und neuen Welt worden wäre."

Charles Darwin (1871).

Selections-Theorie. Der Kampf um's Dasein. Charles Darwin (1859). Entstehung der Arten. Abstammung des Menschen. Inductions-Beweise. Deductions-Schlüsse.

Inhalt des fünften Vortrages.

Verhältniss der neueren zur älteren Stammesgeschichte. Charles Darwin's Werk von der Entstehung der Arten. Ursachen seines ausserordentlichen Erfolges. Die Selections-Theorie oder Züchtungslehre: die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung im Kampfe um's Dasein. Darwin's Lebensverhältnisse. Seine Weltumsegelung. Sein Grossvater Erasmus. Sein Studium der Hausthiere und Culturpflanzen. Vergleich der künstlichen mit der natürlichen Züchtung. Der Kampf um's Dasein. Nothwendige Anwendung der Descendenz-Theorie auf den Menschen. Die „Abstammung des Menschen vom Affen". Thomas Huxley. Carl Vogt. Friedrich Rolle. Die Stammbäume in der generellen Morphologie und der natürlichen Schöpfungsgeschichte. Die genealogische Alternative. Die Abstammung des Menschen vom Affen als Deductions-Gesetz aus der Descendenz-Theorie abgeleitet. Die Descendenz-Theorie als grösstes biologisches Inductions-Gesetz. Grundlagen dieser Induction. Die Paläontologie. Die vergleichende Anatomie. Die Lehre von den rudimentären Organen (Unzweckmässigkeitslehre oder Dysteleologie). Stammbaum des natürlichen Systems. Chorologie. Oekologie. Ontogenie. Widerlegung des Species-Dogma. Der analystische Beweis für die Descendenz-Theorie in der Monographie der Kalkschwämme.

Litteratur:

Charles Darwin, 1859. *Ueber den Ursprung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reiche durch natürliche Züchtung.*

Derselbe, 1871. *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.*

Derselbe, 1887. *Leben und Briefe. Herausgegeben von seinem Sohne Francis Darwin.*

Ernst Haeckel, 1866. *Generelle Phylogenie.* (*Allgemeine Entwickelungsgeschichte der organischen Stämme.*) *VI. Buch der „Generellen Morphologie"* (*Bd. II, p.* 301—445).

Derselbe, 1878. *Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwickelungslehre. I. und II. Heft.*

Kosmos, 1877—1886. *Bd. I—XI. Zeitschrift für einheitliche Weltanschauung auf Grund der Entwickelungslehre. Unter Mitwirkung von Charles Darwin und Ernst Haeckel herausgegeben von Ernst Krause.*

Ernst Krause (*Carus Sterne*), 1879. *Werden und Vergehen. Eine Entwickelungsgeschichte des Naturganzen in gemeinverständlicher Fassung.* (*III. Aufl.* 1886.)

Carl Nägeli, 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*

Hugo Spitzer, 1886. *Beiträge zur Descendenz-Theorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft*

V.

Meine Herren!

Die Fortschritte unserer allgemeinen Natur-Erkenntniss, welche wir Darwin's Werk „Ueber den Ursprung der Arten im Thier- und Pflanzenreiche" verdanken, sind so bedeutend, dass wir in der ganzen Geschichte der Naturwissenschaften kaum einen ähnlichen weitgreifenden Fortschritt verzeichnen können. Die Litteratur des Darwinismus wächst von Tag zu Tage, und nicht allein in der Zoologie und Botanik, im Gebiete der Fachwissenschaften, die zunächst durch die Darwin'sche Theorie berührt und reformirt sind, sondern weit darüber hinaus, in viel grösseren Kreisen, wird dieselbe mit einem Eifer und Interesse behandelt, wie es noch bei keiner wissenschaftlichen Theorie der Fall gewesen ist. Dieser ausserordentliche Erfolg erklärt sich vorzüglich aus zwei verschiedenen Umständen. Erstens sind alle einzelnen Naturwissenschaften, und vor allen die Biologie, in dem letzten halben Jahrhundert ungemein rasch fortgeschritten, und haben für die natürliche Entwickelungs-Theorie eine Masse von neuen empirischen Beweisgründen geliefert. Je weniger Lamarck und die älteren Naturphilosophen mit ihrem ersten Versuche, die Entstehung der Organismen und des Menschen zu erklären, Anerkennung fanden, desto durchschlagender war das Resultat des zweiten Versuchs von Darwin, der sich auf viel grössere Massen von sicher erkannten Thatsachen stützen konnte. Jene Fortschritte benutzend, konnte er mit ganz anderen wissenschaftlichen Beweismitteln operiren, als es Lamarck und Geoffroy, Goethe und Treviranus möglich gewesen war. Zweitens aber müssen wir hervorheben, dass Darwin seinerseits des besondere Verdienst besitzt, die ganze Frage von einer völligen neuen Seite in Angriff genommen und zur Begründung der Abstammungslehre eine selbstständige Theorie ausgedacht zu haben, die wir im eigentlichen Sinne die Darwin'sche Theorie oder den Darwinismus nennen.

Ohne Erfolg hatte Lamarck die Umbildung der Organismen, welche von gemeinsamen Stammformen abstammen, grösstentheils durch die Wirkung der Gewohnheit, der Uebung der Organe, anderseits allerdings auch durch Zuhülfenahme der Vererbungs-Erscheinungen zu erklären versucht. Um so grösser war der Erfolg Darwin's, welcher selbstständig auf einer ganz neuen Basis die Umbildung der verschiedenen Thier- und Pflanzen-Formen mit Hülfe der Anpassung und Vererbung mechanisch zu erklären versuchte. Zu dieser „Züchtungs-Lehre oder Selections-Theorie" gelangte Darwin auf Grund folgender Betrachtung. Er verglich die Entstehung der mannichfaltigen Rassen von Thieren und Pflanzen, die der Mensch künstlich hervorzubringen im Stande ist, die Züchtungs-Verhältnisse der Gartenkunst und Hausthierzucht, mit der Entstehung der wilden Arten von Thieren und Pflanzen im natürlichen Zustande. Hierbei fand er, dass ähnliche Ursachen, wie wir sie bei der künstlichen Züchtung unserer Hausthiere und Cultur-Pflanzen zur Umbildung der Formen benutzen, auch in der freien Natur wirksam sind. Die wirksamste von allen dabei mitwirkenden Ursachen nannte er den „Kampf ums Dasein". Der Kern dieser eigentlichen Darwin'schen Theorie besteht in folgendem einfachen Gedanken: der Kampf um's Dasein erzeugt planlos in der freien Natur auf ähnliche Weise neue Arten, wie der Wille des Menschen planvoll im Culturzustande neue Rassen züchtet. Ebenso wie der Gärtner und der Landwirth für seinen Vortheil und nach seinem Willen neue Cultur-Formen züchtet, indem er die Verhältnisse der Vererbung und Anpassung zur Umbildung der Formen zweckmässig benutzt, ebenso bildet beständig der Kampf um's Dasein die Formen der Thiere und Pflanzen im wilden Zustande unbewusst um. Dieser Kampf um's Dasein, oder die Mitbewerbung der Organismen um die nothwendigen Existenzbedingungen wirkt allerdings planlos; aber dennoch gestaltet er in ähnlicher Weise die Organismen zweckmässig aus. Indem unter seinem Einflusse die Verhältnisse der Vererbung und Anpassung in die innigste Wechselbeziehung treten, müssen nothwendig neue Formen oder Abänderungen entstehen, die für die Organismen selbst von Vortheil, also zweckmässig sind, trotzdem in Wahrheit kein vorbedachter Zweck ihre Entstehung veranlasste.

Dieser einfache Grundgedanke ist der eigentliche Kern des Darwinismus oder der „Selections-Theorie". Darwin erfasste diesen Grundgedanken schon vor langer Zeit, hat aber

über zwanzig Jahre hindurch mit bewunderungswürdigem Fleisse empirisches Material zu seiner festen Begründung gesammelt, ehe er seine Theorie veröffentlichte. Ueber den Weg, auf welchem er dazu gelangte, sowie über seine Schriften und seine Schicksale, habe ich in meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte (VIII. Auflage, S. 111—156) das Wichtigste mitgetheilt. Nähere interessante Angaben enthält seine ausführliche Biographie, 1887 in drei Bänden von seinem Sohne veröffentlicht. Hier will ich nur ganz kurz einige der wichtigsten Verhältnisse berühren [30]). Charles Darwin ist am 12. Februar 1809 zu Shrewsbury in England geboren, woselbst sein Vater Robert praktischer Art war. Sein Grossvater, Erasmus Darwin, war ein denkender Naturforscher, der im Sinne der älteren Naturphilosophie arbeitete und gegen Ende des vorigen Jahrhunderts mehrere naturphilosophische Schriften veröffentlichte. Die bedeutendste von diesen ist die 1794 erschienene „Zoonomie", in welcher er ähnliche Ansichten wie Goethe und Lamarck aussprach, ohne jedoch von den gleichen Bestrebungen dieser Zeitgenossen etwas zu wissen. Erasmus Darwin übertrug nach dem Gesetze der latenten Vererbung oder des „Atavismus" einen Theil seiner eigenthümlichen Talente auf seinen Enkel Charles, ohne dass dieselben an seinem Sohne Robert zur Erscheinung kamen. Diese Thatsache ist für den merkwürdigen Atavismus, den Charles Darwin selbst so vortrefflich erörtert hat, von hohem Interesse. Uebrigens überwog in den Schriften des Grossvaters Erasmus die plastische Phantasie gar zu sehr den kritischen Verstand, während bei seinem Enkel Charles beide in richtigem Gleichgewichts-Verhältnisse standen. Da gegenwärtig viele Naturforscher von beschränktem Geiste die Phantasie in der Biologie für überflüssig halten und ihren eigenen Mangel daran für einen grossen und „exacten" Vorzug ansehen, so will ich Sie bei dieser Gelegenheit auf einen treffenden Ausspruch eines geistvollen Naturforschers aufmerksam machen, der selbst eines der Häupter der sogenannten „exacten" oder streng empirischen Richtung war. Johannes Müller, der deutsche Cuvier, dessen Arbeiten immer als Muster exacter Forschung gelten werden, erklärte die beständige Wechselwirkung und das harmonische Gleichgewicht von Phantasie und Verstand für die unentbehrliche Vorbedingung der wichtigsten Entdeckungen. (Ich habe diesen Ausspruch als Leitwort vor den XXIsten Vortrag gesetzt.)

Charles Darwin hatte das Glück, nach Vollendung seiner Universitäts-Studien im 22. Lebensjahre an einer zu wissenschaftlichen Zwecken veranstalteten Weltumsegelung Theil nehmen zu

können. Diese dauerte fünf Jahre und brachte ihm eine Fülle der lehrreichsten Anregungen und der grossartigsten Naturanschauungen. Schon als er im Beginne derselben zuerst den Boden von Süd-Amerika betrat, wurde er auf verschiedene Erscheinungen aufmerksam, die das grosse Problem seiner Lebensarbeit, die Frage nach der „Entstehung der Arten", in ihm anregten. Einestheils die lehrreichen Erscheinungen der geographischen Verbreitung der Arten, anderentheils die Beziehungen der lebenden zu den ausgestorbenen Species desselben Erdtheils führten ihn auf den Gedanken, dass nahe verwandte Arten von einer gemeinsamen Stammform abstammen möchten. Als er dann nach der Rückkehr von seiner fünfjährigen Weltreise sich Jahre lang auf das Eifrigste mit dem systematischen Studium der Hausthiere und Gartenpflanzen beschäftigte, erkannte er die offenbaren Analogien, welche sie in ihrer Bildung und Umbildung mit den wilden Arten im Naturzustande darbieten. Zu der Aufstellung des wichtigsten Punktes seiner Theorie, der natürlichen Züchtung durch den Kampf um's Dasein, gelangte er aber erst, nachdem er das berühmte Buch des National-Oekonomen Malthus „Ueber die Bevölkerungs-Verhältnisse" gelesen hatte. Hierbei wurde ihm sofort die Analogie klar, welche die wechselnden Beziehungen der Bevölkerung und Uebervölkerung in den menschlichen Cultur-Staaten mit den sozialen Verhältnissen der Thiere und Pflanzen im Naturzustande besitzen. Viele Jahre hindurch sammelte er nun Material, um massenhafte Beweismittel zur Stütze dieser Theorie zusammenzubringen. Zugleich stellte er selbst als erfahrener Züchter wichtige Züchtungs-Versuche in Menge an und studirte namentlich die höchst lehrreiche Zucht der Haustauben. Die stille Zurückgezogenheit, in der er seit der Rückkehr von der Weltreise auf seinem Landgute Down unweit Beckenham (einige Meilen von London entfernt) lebte, gewährte ihm dazu die reichlichste Musse. Hier starb er am 19. April 1882, bis zu seinem Tode unermüdlich bestrebt, durch neue Untersuchungen seine epochemachende Theorie zu befestigen.

Erst im Jahre 1858 entschloss sich Darwin, gedrängt durch die Arbeit eines anderen Naturforschers, Alfred Wallace, der auf dieselbe Züchtungs-Theorie gekommen war, die Grundzüge seiner Theorie zu veröffentlichen; 1859 erschien dann sein Hauptwerk „Ueber die Entstehung der Arten", in welchem dieselbe ausführlich erörtert und mit den gewichtigsten Beweismitteln begründet ist. Da ich in meiner „Generellen Morphologie" und „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" meine Auffassung derselben bereits ausführ-

lich erörtert habe, will ich hier nicht länger dabei verweilen, und nur nochmals mit ein paar Worten den Kern der Darwin'schen Theorie, auf dessen richtiges Verständniss Alles ankömmt, hervorheben. Dieser Kern enthält den einfachen Grundgedanken: der Kampf um's Dasein bildet im Naturzustande die Organismen um und erzeugt neue Arten mit Hülfe derselben Mittel, durch welche der Mensch neue Rassen von Thieren und Pflanzen im Culturzustande hervorbringt. Diese Mittel bestehen in einer fortgesetzten Auslese oder Selection der zur Fortpflanzung gelangenden Individuen, wobei Vererbung und Anpassung in ihren gegenseitigen Wechselbeziehungen als umbildende Ursachen wirksam sind [31]).

Unabhängig von Darwin war auch sein jüngerer Landsmann, der berühmte Reisende Alfred Wallace, auf denselben Gedanken gekommen. Doch hat er die artenbildende Wirksamkeit der natürlichen Züchtung nicht so klar erkannt und so allseitig entwickelt, wie Darwin. Immerhin enthalten die Schriften von Wallace, insbesondere über Mimicry u. s. w., sowie sein treffliches Werk über „Geographische Verbreitung der Thiere", viele hübsche originale Beiträge zur Selections-Theorie. Leider ist dieser talentvolle Naturforscher später auf gefährliche Irrwege gerathen, indem er sich von mystischem Spiritismus blenden liess; als Gespensterseher und Geisterbeschwörer spielte er eine bedeutende Rolle in den spiritistischen Schwindel-Gesellschaften von London.

Die Wirkung von Darwin's Hauptwerk „Ueber die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung" war ausserordentlich bedeutend, wenn auch zunächst nicht innerhalb der Fachwissenschaft. Es vergingen einige Jahre, ehe die Botaniker und Zoologen sich von dem Erstaunen erholt hatten, in welches sie durch die neue Naturanschauung dieses grossen reformatorischen Werkes versetzt waren. Die Wirkung des Darwinismus auf die Specialwissenschaften, mit denen wir Zoologen und Botaniker uns beschäftigen, ist aber von Jahr zu Jahr glänzender hervorgetreten; in allen Gebieten der Biologie, besonders in der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, in der zoologischen und botanischen Systematik hat er sich als befruchtendes Ferment bewährt. Schon jetzt ist dadurch eine mächtige Umwälzung in den herrschenden Ansichten herbeigeführt worden.

Nun war aber in dem ersten Darwin'schen Werke von 1859 derjenige Punkt, welcher uns hier zunächst interessirt, die Anwendung der Abstammungslehre auf den Menschen, noch gar nicht berührt worden. Man hat sogar viele Jahre hindurch an der Be-

hauptung festgehalten, dass DARWIN nicht daran denke, seine Theorie auf den Menschen anwenden zu wollen, und dass er vielmehr die herrschende Ansicht theile, wonach dem Menschen eine ganz besondere Stellung in der Schöpfung nothwendig vorbehalten werden müsse. Nicht allein unwissende Laien (insbesondere viele Theologen), sondern auch gelehrte Naturforscher behaupteten mit der grössten Naivetät, dass zwar die DARWIN'sche Theorie an sich gar nicht anzufechten, vielmehr völlig richtig sei, dass man mittelst derselben die Entstehung der verschiedenen Thier- und Pflanzenarten sehr gut zu erklären im Stande sei, dass aber die Theorie durchaus nicht auf den Menschen angewendet werden könne.

Inzwischen wurde jedoch von einer grossen Anzahl denkender Leute, von Naturforschern sowohl als von Laien, die entgegengesetzte Ansicht ausgesprochen, und der Schluss gezogen, dass aus der von DARWIN reformirten Descendenz-Theorie mit logischer Nothwendigkeit auch die Abstammung des Menschen von anderen thierischen Organismen, und zwar zunächst von affenähnlichen Säugethieren, gefolgert werden müsse. Die Berechtigung dieses weittragenden Folgeschlusses wurde sogar schon sehr frühzeitig von vielen denkenden Gegnern der Lehre anerkannt. Gerade weil sie diese Consequenz als unausbleiblich ansahen, glaubten Viele die ganze Theorie verwerfen zu müssen.

Die erste wissenschaftliche Anwendung der DARWIN'schen Theorie auf den Menschen geschah durch den berühmten Naturforscher THOMAS HUXLEY, den ersten Zoologen Englands[32]). Dieser geistvolle und kenntnissreiche Forscher, dem die zoologische Wissenschaft viele werthvolle Fortschritte verdankt, veröffentlichte im Jahre 1863 eine kleine Schrift: „Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur. Drei Abhandlungen: 1) Ueber die Naturgeschichte der menschenähnlichen Affen; 2) Ueber die Beziehungen des Menschen zu den nächstniederen Thieren; 3) Ueber einige fossile menschliche Ueberreste.“ In diesen drei ausserordentlich wichtigen und interessanten Abhandlungen ist mit völliger Klarheit nachgewiesen, dass aus der Descendenz-Theorie nothwendig die vielbestrittene „Abstammung des Menschen vom Affen“ folgt. Wenn die Abstammungslehre überhaupt richtig ist, bleibt nichts übrig, als die menschenähnlichsten Affen als diejenigen Thiere anzusehen, aus welchen zunächst sich das Menschengeschlecht Stufe für Stufe historisch entwickelt hat. Fast gleichzeitig erschien eine grössere Schrift über denselben Gegenstand von CARL VOGT: „Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und

in der Geschichte der Erde". Ferner sind unter denjenigen Zoologen, welche sofort nach dem Erscheinen von DARWIN's Werke die Descendenz-Theorie annahmen und förderten und in richtiger logischer Consequenz die Abstammung des Menschen von niederen Thieren folgerten, namentlich noch GUSTAV JAEGER[33]) und FRIEDRICH ROLLE zu nennen. Der letztere veröffentlichte 1866 eine Schrift über „den Menschen, seine Abstammung und Gesittung im Lichte der DARWIN'schen Lehre".

Gleichzeitig habe ich selbst im zweiten Bande meiner 1866 erschienenen „Generellen Morphologie der Organismen" den ersten Versuch gemacht, die Entwickelungs-Theorie auf die gesammte Systematik der Organismen mit Inbegriff des Menschen anzuwenden[34]). Ich habe dort die hypothetischen Stammbäume der einzelnen Klassen des Thierreiches, des Protistenreiches und des Pflanzenreiches so zu entwerfen versucht, wie es nach der DARWIN'schen Theorie nicht allein im Princip nothwendig, sondern auch wirklich bis zu einem gewissen Grade der Wahrscheinlichkeit jetzt schon möglich ist. Denn wenn überhaupt die Abstammungslehre richtig ist, wie sie LAMARCK zuerst bestimmt formulirt und DARWIN später fest begründet hat, so muss man auch im Stande sein, das natürliche System der Thiere und Pflanzen genealogisch zu deuten, und die kleineren und grösseren Abtheilungen des Systems als Zweige und Aeste eines Stammbaumes hinzustellen. Die acht genealogischen Tafeln, welche ich dem zweiten Bande der Generellen Morphologie angehängt habe, sind die ersten derartigen Entwürfe. In dem 27sten Kapitel derselben sind zugleich die wichtigsten Stufen in der Ahnenreihe des Menschen aufgeführt, soweit sie sich durch den Wirbelthier-Stamm hindurch verfolgen lässt. Insbesondere habe ich daselbst die systematische Stellung des Menschen in der Klasse der Säugethiere, und die genealogische Bedeutung derselben festzustellen versucht, soweit dies damals möglich war. Diesen Versuch habe ich sodann wesentlich verbessert und in populärer Darstellung weiter ausgeführt im XXVI.—XXVIII. Vortrage meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" (1868; achte verbesserte Auflage 1889)[35]).

Erst 1871, zwölf Jahre nach dem Erscheinen vom „Ursprung der Arten", trat DARWIN mit dem berühmten Werke hervor, welches die vielbestrittene Anwendung seiner Theorie auf den Menschen enthält und somit die Krönung seines grossartigen Lehrgebäudes vollzieht. Dieses wichtige Werk ist betitelt „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl"[36]).

Darwin hat hier den früher verschwiegenen Folgeschluss, dass auch der Mensch sich aus niederen Thieren entwickelt haben muss, mit der grössten Offenheit und der schärfsten Logik gezogen, und hat insbesondere die höchst wichtige Rolle auf das Geistvollste erörtert, welche sowohl bei der fortschreitenden Veredelung des Menschen wie aller anderen höheren Thiere die geschlechtliche Züchtung oder sexuelle Selection spielt. Danach ist die sorgfältige Auswahl, welche die beiden Geschlechter behufs ihrer geschlechtlichen Verbindung und Fortpflanzung auf einander ausüben, und der ästhetische Geschmack, den die höheren Thiere hierbei entwickeln, von grösster Bedeutung für die fortschreitende Entwickelung der Formen und die Sonderung der Geschlechter. Indem bei den einen Thieren sich die Männchen die schönsten Weibchen aussuchen, bei anderen umgekehrt die Weibchen nur die edelsten Männchen wählen, wird der specifische und zugleich der sexuelle Charakter fortdauernd veredelt. Dabei entwickeln manche höhere Thiere einen besseren Geschmack und ein unbefangeneres Urtheil, als der Mensch. Aber auch beim Menschen ist aus dieser sexuellen Auswahl das veredelte Familienleben, die wichtigste Grundlage der Cultur und der Staatenbildung, entsprungen. Die Entstehung des Menschengeschlechts beruht sicher zum grossen Theile auf der vervollkommneten geschlechtlichen Zuchtwahl, welche unsere Ahnen bei ihrer Brautwahl ausübten (vergl. den XI. Vortrag meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte, S. 249; und Bd. II. S. 244—247 der Generellen Morphologie).

Die allgemeinen Grundzüge des menschlichen Stammbaumes, wie ich sie in der Generellen Morphologie und in der Natürlichen Schöpfungsgeschichte aufgestellt habe, nahm Darwin im Wesentlichen an und hob ausdrücklich hervor, dass ihn seine Erfahrungen zu denselben Schlüssen geführt haben. Dass er selbst nicht gleich in seinem ersten Werke die Anwendung der Descendenz-Theorie auf den Menschen machte, war sehr weise und kann nur gebilligt werden; denn diese Consequenz war nur geeignet, die grössten Vorurtheile gegen die ganze Theorie aufzuregen. Zunächst kam es nur darauf an, der Abstammungslehre in Bezug auf die Thier- und Pflanzen-Arten Geltung zu verschaffen. Ihre folgerichtige Anwendung auf den Menschen musste dann selbstverständlich früher oder später von selbst nachkommen.

Die richtige Auffassung dieses Verhältnisses ist von der grössten Bedeutung. Wenn überhaupt alle Organismen von einer gemeinsamen Wurzel abstammen, dann ist auch der Mensch in dieser gemeinsamen

Descendenz mit inbegriffen. Wenn hingegen alle einzelnen Arten oder Organismen-Species für sich erschaffen worden sind, dann ist auch der Mensch ebenso „erschaffen, nicht entwickelt". Zwischen diesen beiden entgegengesetzten Annahmen haben wir in der That zu wählen, und diese entscheidende Alternative kann nicht oft und nicht scharf genug in den Vordergrund gestellt werden: Entweder sind überhaupt alle verschiedenen Arten des Thier- und Pflanzenreiches übernatürlichen Ursprungs, erschaffen, nicht entwickelt: und dann ist auch der Mensch ein Product eines übernatürlichen Schöpfungsactes, wie alle die verschiedenen religiösen Glaubensvorstellungen annehmen. Oder aber, es haben sich die verschiedenen Arten und Klassen des Thier- und Pflanzenreiches aus wenigen gemeinsamen einfachsten Stammformen entwickelt, und dann ist auch der Mensch selbst eine letzte Entwickelungsfrucht des thierischen Stammbaums.

Man kann dieses fundamentale Verhältniss kurz in dem Satze zusammenfassen: Die Abstammung des Menschen von niederen Thieren ist ein besonderes Deductionsgesetz, welches mit Nothwendigkeit aus dem allgemeinen Inductionsgesetze der gesammten Abstammungslehre folgt. In diesem Satze lässt sich das Verhältniss am klarsten und einfachsten formuliren. Die Abstammungslehre ist im Grunde weiter Nichts als ein grosser Inductions-Schluss, auf welchen wir durch die vergleichende Zusammenstellung der wichtigsten morphologischen und physiologischen Erfahrungen hingeführt werden. Nun müssen wir überall da nach den Gesetzen der Induction schliessen, wo wir nicht im Stande sind, die Naturwahrheit auf dem untrüglichen Wege directer Messung oder mathematischer Berechnung unmittelbar festzustellen. Bei der Erforschung der belebten Natur vermögen wir fast niemals ganz unmittelbar die Bedeutung der Erscheinungen vollständig zu erkennen und auf dem exacten Wege der Mathematik zu bestimmen, wie das bei der viel einfacheren Erforschung der anorganischen Naturkörper der Fall ist: in der Chemie und Physik, in der Mineralogie und der Astronomie. Besonders in der letzteren können wir immer den einfachsten und absolut sicheren Erkenntnisspfad der mathematischen Berechnung benutzen. Allein in der Biologie ist dies aus vielen Gründen ganz unmöglich, und zwar zunächst deshalb, weil hier die meisten Erscheinungen sehr zusammengesetzt und viel zu verwickelt sind, als dass sie unmittelbar eine mathematische Analyse erlaubten. Die grosse Mehrzahl aller biologischen Erscheinungsformen ist das Endresultat von verwickelten historischen Processen, die einer weit zurückliegenden

Vergangenheit angehören und grösstentheils nur hypothetisch zu errathen sind. Wir sind daher hier gezwungen, inductiv vorzugehen, das heisst aus der Masse einzelner Beobachtungen allgemeine Schlüsse von annähernder Richtigkeit Stufe für Stufe zu erobern. Diese Inductionsschlüsse können zwar nicht absolute Sicherheit, wie die Sätze der Mathematik, beanspruchen; sie nähern sich aber um so mehr der Wahrheit und besitzen um so grössere Wahrscheinlichkeit, je ausgedehnter die Erfahrungsgebiete sind, auf die wir uns dabei stützen. An der Bedeutung dieser Inductions-Gesetze ändert der Umstand Nichts, dass dieselben nur als vorläufige wissenschaftliche Errungenschaften betrachtet und durch weitere Fortschritte der Erkenntniss möglicherweise verbessert oder vervollkommnet werden können. Ganz dasselbe gilt von den meisten Erkenntnissen vieler anderer Wissenschaften, z. B. der Geologie, der Archäologie. Wie sehr auch im Einzelnen solche inductive Erkenntnisse im Laufe der Zeit verbessert und verändert werden mögen, die allgemeine Bedeutung ihres Inhalts kann davon ganz unberührt bleiben.

Wenn wir nun die Abstammungslehre im Sinne von Lamarck und Darwin (oder den Transformismus) als ein Inductions-Gesetz, und zwar als das grösste von allen biologischen Inductionsgesetzen betrachten, so stützen wir uns dabei in erster Linie auf die Thatsachen der Paläontologie; denn durch die Versteinerungskunde werden uns die historischen Erscheinungen des Artenwechsels unmittelbar bewiesen. Aus den Verhältnissen, unter denen wir diese Versteinerungen oder Petrefacten in den geschichteten Gesteinen unserer Erdrinde begraben finden, ziehen wir erstens den sicheren Schluss, dass sich die organische Bevölkerung der Erde ebenso wie die Erdrinde selbst langsam und allmählich entwickelt hat; und zweitens den Schluss, dass Reihen von verschiedenen Bevölkerungen nach einander in den verschiedenen Perioden der Erdgeschichte aufgetreten sind. Die „Geologie der Gegenwart“ zeigt uns, dass die Entwickelung der Erde allmählich und ohne gewaltsame totale Umwälzungen stattgefunden hat. Wenn wir nun die verschiedenen Thier- und Pflanzenschöpfungen, welche im Laufe der Erdgeschichte nach einander aufgetreten sind, mit einander vergleichen, so finden wir erstens eine beständige und allmähliche Zunahme der Artenzahl von der ältesten bis zur neuesten Zeit; und zweitens nehmen wir wahr, dass die Vollkommenheit der Formen innerhalb jeder grösseren Gruppe des Thierreiches und des Pflanzenreiches ebenfalls beständig zunimmt. So existirten z. B. von den

Wirbelthieren zuerst nur niedere Fische, dann höhere Fische; später kommen die Amphibien. Noch später erst erscheinen die drei höheren Wirbelthierklassen, die Reptilien, darauf die Vögel und die Säugethiere; von den Säugethieren zeigen sich zuerst nur die unvollkommensten und niedersten Formen; erst sehr spät kommen auch die höheren placentalen Säugethiere zum Vorschein, und zu den spätesten und jüngsten Formen der letzteren gehört der Mensch. Mithin nimmt die Vollkommenheit der Formen ebenso wie ihre Mannigfaltigkeit von der ältesten Zeit bis zur Gegenwart beständig zu. Das ist eine Thatsache von grösster Bedeutung; nur durch die Abstammungslehre lässt sie sich erklären und steht mit deren Gesetzen in vollkommener Harmonie. Wenn wirklich die verschiedenen Thier- und Pflanzengruppen von einander abstammen, dann muss nothwendig unter dem Einflusse der natürlichen Zuchtwahl eine solche Zunahme an Zahl und Vollkommenheit stattgefunden haben, wie sie uns thatsächlich die Reihenfolge der Versteinerungen vor Augen führt.

Eine zweite Erscheinungsreihe, welche für unser Inductions-Gesetz von der grössten Bedeutung ist, finden wir durch die vergleichende Anatomie. Dieser Theil der Morphologie oder Formenlehre vergleicht die entwickelten Formen der Organismen und sucht in der bunten Mannigfaltigkeit der organischen Gestalten das einheitliche Organisationsgesetz, oder wie man früher sagte, den „gemeinsamen Bauplan“ zu erkennen. Seit Cuvier im Anfange unseres Jahrhunderts diese Wissenschaft begründet hat, ist sie ein Lieblingsstudium der hervorragendsten Naturforscher geblieben. Schon vor ihm war Goethe durch den geheimnissvollen Reiz derselben auf das Mächtigste angezogen und in seine Studien „zur Morphologie“ hineingeführt worden. Insbesondere die vergleichende Osteologie, die philosophische Betrachtung und Vergleichung des Knochengerüstes der Wirbelthiere — in der That einer der interessantesten Theile — fesselte ihn mächtig und führte ihn zu seiner schon erwähnten Schädeltheorie. Die vergleichende Anatomie lehrt uns, dass der innere Bau der zu jedem Stamme gehörigen Thierarten und ebenso auch der Pflanzenformen jeder Klasse in allen wesentlichen Grundzügen die grösste Uebereinstimmung besitzt, wenn auch die äusseren Körperformen sehr verschieden sind. So zeigt der Mensch in allen wesentlichen Beziehungen seiner inneren Organisation solche Uebereinstimmung mit den übrigen Säugethieren, dass niemals ein vergleichender Anatom über seine Zugehörigkeit zu dieser Klasse in Zweifel gewesen ist. Der ganze innere Aufbau des

menschlichen Körpers, die Zusammensetzung seiner verschiedenen Organsysteme, die Anordnung der Knochen, Muskeln, Blutgefässe u. s. w., die gröbere und feinere Structur aller dieser Organe stimmt mit derjenigen aller übrigen Säugethiere (z. B. Affen, Nagethiere, Hufthiere, Walfische, Beutelthiere u. s. w.) so sehr überein, dass dagegen die völlige Unähnlichkeit der äusseren Gestalt gar nicht in's Gewicht fällt. Weiterhin erfahren wir durch die vergleichende Anatomie, dass die Grundzüge der thierischen Organisation sogar in den verschiedenen Klassen (im Ganzen 50—60 an der Zahl) so sehr übereinstimmen, dass füglich alle in 8—12 verschiedene Hauptgruppen gebracht werden können. Aber selbst in diesen wenigen Hauptgruppen, den Stämmen oder Typen des Thierreiches, sind noch gewisse Organe, vor allen der Darmcanal, als ursprünglich gleichbedeutend nachzuweisen. Wenn nun bei allen diesen verschiedenen Thieren, trotz der grössten Unähnlichkeit im Aeusseren, sich dennoch eine so wesentliche Uebereinstimmung im Innern findet, so können wir diese Thatsache nur mit Hülfe der Abstammungslehre erklären. Nur wenn wir die innere Uebereinstimmung als Wirkung der Vererbung von gemeinsamen Stammformen betrachten, die äussere Unähnlichkeit als Wirkung der Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen, lässt sich jene wunderbare Thatsache wirklich begreifen und ursächlich erklären.

Durch diese Erkenntniss ist die vergleichende Anatomie selbst auf eine höhere Stufe erhoben worden, und mit vollem Rechte konnte Gegenbaur[37]), der bedeutendste unter den jetzt lebenden Vertretern dieser Wissenschaft, sagen, dass mit der Descendenz-Theorie eine neue Periode in der vergleichenden Anatomie beginne, und dass die erstere an der letzteren zugleich einen Prüfstein finde. „Bisher besteht keine vergleichend-anatomische Erfahrung, welche der Descendenz-Theorie widerspräche; vielmehr führen uns alle darauf hin. So wird jene Theorie das von der Wissenschaft zurückempfangen, was sie ihrer Methode gegeben hat: Klarheit und Sicherheit.“ Früher hatte man sich immer nur über die erstaunliche Uebereinstimmung der Organismen im inneren Bau gewundert, ohne sie erklären zu können. Jetzt hingegen sind wir im Stande, die Ursachen dieser Thatsachen zu erkennen, und nachzuweisen, dass diese wunderbare Uebereinstimmung einfach die nothwendige Folge der Vererbung von gemeinsamen Stammformen, die auffallende Verschiedenheit der äusseren Formen aber die nothwendige Folge der Anpassung an die äusseren Existenz-Bedingungen ist. Vererbung und Anpassung allein geben ihre wirkliche Erklärung.

Ein besonderer Theil der vergleichenden Anatomie ist aber in dieser Beziehung von ganz hervorragendem Interesse und zugleich von der weitgreifendsten philosophischen Bedeutung. Das ist die Lehre von den rudimentären Organen oder nutzlosen Körpertheilen; ich habe sie mit Rücksicht auf ihre philosophischen Consequenzen geradezu die Unzweckmässigkeitslehre oder Dysteleologie genannt. Fast jeder Organismus (mit Ausnahme der niedrigsten und unvollkommensten), namentlich aber jeder hochentwickelte Thier- und Pflanzen-Körper, und ebenso auch der Mensch, besitzt einzelne oder viele Körpertheile, welche für den Organismus selbst unnütz, für seine Lebenszwecke gleichgültig, für seine Functionen werthlos sind. So besitzen wir noch alle in unserem Körper verschiedene Muskeln, die wir niemals gebrauchen; z. B. Muskeln in der Ohrmuschel und in der nächsten Umgebung derselben. Bei den meisten, namentlich den spitzohrigen Säugethieren sind diese inneren und äusseren Ohrmuskeln von grossem Nutzen, weil sie die Form und Stellung der Ohrmuschel vielfach verändern, um die Schallwellen möglichst gut aufzufangen. Beim Menschen hingegen und bei anderen stumpfohrigen Säugethieren sind dieselben Muskeln zwar noch vorhanden, aber von gar keinem Nutzen mehr. Da unsere Vorfahren sich schon längst ihren Gebrauch abgewöhnt haben, können wir sie jetzt nicht mehr in Bewegung setzen. Im inneren Winkel unseres Auges besitzen wir noch eine kleine halbmondförmige Hautfalte: diese ist der letzte Rest eines dritten inneren Augenlides, der sogenannten Nickhaut. Bei unseren uralten Verwandten, den Haifischen, und bei vielen anderen Wirbelthieren ist diese Nickhaut sehr entwickelt und für das Auge von grossem Nutzen: bei uns ist sie verkümmert und völlig nutzlos. Wir besitzen am Darmcanal einen Anhang, der nicht nur ganz nutzlos ist, sondern sogar sehr schädlich werden kann, den sogenannten Wurmfortsatz des Blinddarms. Dieser kleine Darmanhang wird nicht selten Ursache einer tödtlichen Krankheit. Wenn bei der Verdauung durch einen unglücklichen Zufall ein Kirschkern oder ein ähnlicher harter Körper in seine enge Höhlung gepresst wird, so tritt eine heftige Entzündung ein, die meistens tödtlich verläuft. Dieser Wurmfortsatz besitzt für unseren Organismus absolut gar keinen Nutzen mehr; er ist das letzte gefährliche Ueberbleibsel eines Organes, welches bei unseren pflanzenfressenden Vorfahren viel umfangreicher und für die Verdauung von grossem Nutzen war: wie dasselbe auch noch jetzt bei vielen Pflanzenfressern, z. B. bei Affen und Nagethieren, umfangreich und wichtig ist.

Aehnliche rudimentäre Organe finden sich bei uns, wie bei allen höheren Thieren, an den verschiedensten Körpertheilen. Sie gehören zu den interessantesten Erscheinungen, mit welchen uns die vergleichende Anatomie bekannt macht: erstens weil sie die einleuchtendsten Beweise für die Descendenz-Theorie liefern, und zweitens, weil sie auf das Schlagendste die herkömmliche teleologische Schul-Philosophie widerlegen. Mit Hülfe der Abstammungslehre können wir diese merkwürdigen Erscheinungen sehr einfach erklären.

Wir müssen sie als Theile betrachten, welche im Laufe vieler Generationen allmählich ausser Gebrauch gekommen, ausser Dienst getreten sind. Mit dem abnehmenden Gebrauche und dem schliesslichen Verluste der Function verfällt aber auch das Organ selbst Schritt für Schritt einer Rückbildung und verschwindet schliesslich ganz. Auf andere Weise ist die Existenz der rudimentären Organe überhaupt nicht zu erklären. Deshalb sind sie auch für die Philosophie von der grössten Bedeutung: sie beweisen klar, dass die mechanische oder monistische Auffassung der Organismen allein richtig, und dass die herrschende teleologische oder dualistische Beurtheilung derselben völlig falsch ist. Die uralte Fabel von dem hochweisen Plane, wonach „des Schöpfers Hand mit Weisheit und Verstand alle Dinge geordnet hat", die leere Phrase von dem „zweckmässigen Bauplane" der Organismen wird dadurch in der That gründlich widerlegt. Es können wohl kaum stärkere Gründe gegen die herkömmliche Teleologie oder Zweckmässigkeitslehre aufgebracht werden, als die Thatsache, dass alle höher entwickelten Organismen solche rudimentären Organe besitzen.

Auch die beliebte Redens-Art von der „sittlichen Weltordnung" erscheint im Lichte dieser dysteleologischen Thatsachen nur noch als das, was sie in Wahrheit ist, als eine schöne Dichtung, die durch die reale Sachlage grausam Lügen gestraft wird. Nur der gelehrte Idealist und der wohlmeinende Optimist, der sein Auge der nackten Wirklichkeit verschliesst, kann heute noch das Märchen von der „sittlichen Weltordnung" erzählen. Sie existirt in der Natur leider ebensowenig als im Menschenleben, in der Naturgeschichte sowenig als in der Culturgeschichte. Der grausame und unaufhörliche „Kampf um's Dasein" ist die wahre Triebfeder der blinden „Weltgeschichte". Eine „sittliche Ordnung" und einen „zweckmässigen Weltplan" können wir darin nur dann erblicken, wenn wir das Uebermaass der unsittlichen Gewaltherrschaft und der zweckwidrigen Organisation absichtlich ignoriren. Gewalt geht vor Recht, so lange organisches Leben existirt.

Die breiteste inductive Grundlage erhält die Descendenz-Theorie durch das natürliche System der Organismen, welches alle die verschiedenen Formen stufenweise in kleinere und grössere Gruppen nach dem Grade ihrer Formverwandtschaft ordnet. Diese Gruppenstufen oder Kategorien des Systems, die Varietäten, Species, Genera, Familien, Ordnungen, Klassen u. s. w. zeigen unter sich stets solche Verhältnisse der Nebenordnung und Unterordnung, stets solche Beziehungen der Coordination und Subordination, dass man dieselben nur genealogisch deuten und bildlich das ganze System nur unter der Form eines vielverzweigten Baumes darstellen kann. Dieser Baum ist der Stammbaum der verwandten Formen-Gruppen, und ihre Formverwandtschaft ist die wahre Blutsverwandtschaft. Da eine andere Erklärung für die natürliche Baumform des Systems gar nicht gegeben werden kann, so dürfen wir sie mittelbar als einen gewichtigen Beweis für die Wahrheit der Abstammungslehre betrachten.

Zu den wichtigsten Erscheinungen, welche für das Inductions-Gesetz der Descendenz-Theorie Zeugniss ablegen, gehört die geographische Verbreitung der Thier- und Pflanzenarten über die Erdoberfläche, sowie die topographische Verbreitung derselben auf den Höhen der Gebirge und in den Tiefen des Oceans. Die wissenschaftliche Erkenntniss dieser Verhältnisse, die „Verbreitungslehre" oder Chorologie, ist nach Alexander von Humboldt's Vorgange neuerdings mit lebhaftem Interesse in Angriff genommen worden. Jedoch beschränkte man sich bis auf Darwin lediglich auf die Betrachtung der chorologischen Thatsachen und suchte vor Allem die Verbreitungs-Bezirke der jetzt lebenden grösseren und kleineren Organismen-Gruppen festzustellen. Allein die Ursachen dieser merkwürdigen Verbreitungs-Verhältnisse, die Gründe, warum die einen Gruppen nur dort, die anderen nur hier existiren, und warum überhaupt eine so mannichfaltige Vertheilung der verschiedenen Thier- und Pflanzen-Arten stattfindet, Alles das war man nicht zu erklären im Stande. Auch hier liefert uns erst die Abstammungslehre den Schlüssel des Verständnisses; sie allein führt uns auf den richtigen Weg der Erklärung, indem sie uns zeigt, dass die verschiedenen Arten und Arten-Gruppen von gemeinsamen Stammarten abstammen, deren vielverzweigte Nachkommenschaft sich durch Wanderung oder Migration allmählich über alle Theile der Erde zerstreute. Für jede Arten-Gruppe aber muss ein sogenannter „Schöpfungsmittelpunkt", oder eine gemeinsame Urheimath angenommen werden; das ist die Ursprungsstätte, auf

der sich die gemeinsame Stamm-Art der Arten-Gruppe zuerst entwickelte, und von der aus sich ihre nächste Nachkommenschaft nach verschiedenen Richtungen verbreitete. Einzelne von diesen ausgewanderten Arten wurden wieder Stammformen für neue Arten-Gruppen; diese zerstreuten sich abermals durch active und passive Wanderung, und so fort. Indem sich jede ausgewanderte Form in der neuen Heimath neuen Existenz-Bedingungen anpasste, wurde sie umgebildet und gab neuen Formenreihen den Ursprung.

Diese höchst wichtige Lehre von den activen und passiven Wanderungen hat zuerst Darwin mit Hülfe der Descendenz-Theorie begründet und dabei namentlich die Bedeutung der wichtigen chorologischen Beziehungen zwischen der lebenden Bevölkerung jedes Erdtheils und den fossilen Vorfahren und Verwandten derselben richtig hervorgehoben. In vorzüglicher Weise hat dieselbe sodann Moritz Wagner unter der Bezeichnung Migrations-Theorie weiter ausgebildet[38]). Jedoch hat dieser berühmte Reisende die Bedeutung seiner „Migrations-Theorie" nach unserer Ansicht insoweit überschätzt, als er sie für eine nothwendige Bedingung der Entstehung neuer Arten erklärt, dagegen die Selections-Theorie nicht für richtig hält. Nun stehen aber diese beiden Theorien keineswegs in principiellem Gegensatze zu einander. Vielmehr ist die Migration, durch welche die Stammform einer neuen Art isolirt wird, nur ein besonderer Fall der Selection. Da die grossartigen und interessanten chorologischen Erscheinungsreihen sich einzig und allein durch die Descendenz-Theorie erklären lassen, so müssen wir sie zu den wichtigsten inductiven Grundlagen derselben rechnen.

Ganz dasselbe gilt von allen den merkwürdigen Erscheinungen, welche wir im „Natur-Haushalte", in der Oekonomie der Organismen wahrnehmen. Alle die mannichfaltigen Beziehungen der Thiere und Pflanzen zu einander und zur Aussenwelt, mit denen sich die Oekologie der Organismen beschäftigt, namentlich aber die interessanten Erscheinungen des Parasitismus, des Familienlebens, der Brutpflege, des Socialismus u. s. w., sie alle sind einfach und natürlich nur durch die Lehre von der Anpassung und Vererbung zu erklären. Während man früher gerade in diesen Erscheinungen der Bionomie vorzugsweise die liebevollen Einrichtungen eines allweisen und allgütigen Schöpfers zu bewundern pflegte, finden wir jetzt umgekehrt in ihnen vortreffliche Stützen für die Abstammungslehre; denn ohne diese und ohne den „Kampf um's Dasein" sind dieselben überhaupt nicht zu begreifen.

Endlich ist als die wichtigste inductive Grundlage der Descendenz-Theorie nach meiner Ansicht die individuelle Entwickelungsgeschichte der Organismen zu bezeichnen, die gesammte Keimesgeschichte oder Ontogenie. Da aber unsere weiteren Vorträge diesen Gegenstand ganz speciell zu behandeln haben, brauche ich hier nichts weiter darüber zu sagen. Ich werde mich vielmehr bemühen, Ihnen Schritt für Schritt in den folgenden Vorträgen zu zeigen, wie die gesammten Erscheinungen der Keimesgeschichte eine zusammenhängende Beweiskette für die Wahrheit der Abstammungslehre bilden; denn nur durch die Stammesgeschichte sind sie zu erklären. Indem wir diesen engen Causal-Nexus zwischen Ontogenese und Phylogenese benutzen und uns beständig auf unser biogenetisches Grundgesetz stützen, werden wir im Stande sein, die Abstammung des Menschen von niederen Thieren aus den Thatsachen seiner Keimes-Entwickelung Stufe für Stufe nachzuweisen.

Durch die allgemeine Annahme der Descendenz-Theorie ist die wichtige theoretische Frage von dem Wesen und dem Begriffe der Art oder Species, der eigentliche Angelpunkt aller Streitigkeiten über dieselbe, definitiv erledigt worden. Seit mehr als einem Jahrhundert ist diese Frage von den verschiedensten Gesichtspunkten erörtert worden, ohne dass irgend ein befriedigendes Resultat erreicht wurde. Tausende von Zoologen und Botanikern haben sich während dieses Zeitraumes tagtäglich mit der systematischen Unterscheidung und Beschreibung der Species beschäftigt, ohne sich über die Bedeutung derselben klar zu werden. Viele Hunderttausende von Thierarten und Pflanzenarten sind als „gute Arten“ aufgestellt und benannt worden, ohne dass ihre Gründer die Berechtigung dazu nachweisen und die logische Begründung ihrer Unterscheidung geben konnten. Endlose Streitigkeiten über die leere Frage, ob die als Species unterschiedene Form eine „gute oder schlechte Art“, eine „Species oder Varietät“, eine „Subspecies oder Rasse“ sei, sind zwischen den „reinen Systematikern“ geführt worden, ohne dass dieselben sich nach Inhalt und Umfang dieser Begriffe gefragt hätten. Hätte man sich ernstlich bemüht, über die letzteren klar zu werden, so würde man schon längst eingesehen haben, dass sie gar keine absolute Bedeutung besitzen, sondern nur Gruppenstufen oder Kategorien des Systems von relativer Bedeutung sind.

Allerdings hat im Jahre 1857 ein berühmter und geistreicher, aber sehr unzuverlässiger und dogmatischer Naturforscher, Louis

Agassiz, den Versuch gemacht, jenen „Kategorien des Systemes“ eine absolute Bedeutung beizulegen. Es geschah dies in dem Essay on classification“, in welchem die Erscheinungen der organischen Natur auf den Kopf gestellt und, statt aus natürlichen Ursachen erklärt, vielmehr durch das siebenkantige Prisma theologischer Träumerei betrachtet werden. Jede „gute Art oder *bona species*“ ist hiernach ein „verkörperter Schöpfungsgedanke Gottes“. Allein diese schöne Phrase hält vor der naturphilosophischen Kritik ebenso wenig Stand, wie alle anderen Versuche, den absoluten Species-Begriff zu retten. Ich glaube dies genügend in der ausführlichen Kritik des morphologischen und physiologischen Species-Begriffes und der Kategorien des Systemes bewiesen zu haben, welche ich 1866 in der „Generellen Morphologie“ gegeben habe (Band II, S. 323—402). Der göttliche Schöpfer von Agassiz ist weiter Nichts, als ein idealisirter Mensch; ein phantasiereicher Architect, der immer „neue Baupläne“ ersinnt und in neuen „Arten“ ausführt. (Vergl. den III. Vortrag der Natürlichen Schöpfungsgeschichte, sowie meine „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“, Jena 1875.)

Nachdem mit Louis Agassiz 1873 der letzte geistreiche Vertheidiger der Artbeständigkeit und der Wunderschöpfung in's Grab gestiegen, ist das Dogma von der Species-Constanz zerstört. Die entgegengesetzte Behauptung, dass alle verschiedenen Species von gemeinsamen Stammformen abstammen, stösst auf keine ernstlichen Schwierigkeiten mehr. Alle die weitschweifigen Untersuchungen über das, was die Art eigentlich ist, und wie es möglich ist, dass verschiedene Arten von einer Stammart abstammen, sind gegenwärtig dadurch zu einem völlig befriedigenden Abschluss gediehen, dass die scharfen Grenzen zwischen Species und Varietät einerseits, zwischen Species und Genus andererseits aufgehoben sind. Den analytischen Beweis dafür habe ich in meiner 1872 erschienenen Monographie der Kalkschwämme [40]) geliefert, indem ich in dieser kleinen, aber höchst lehrreichen Thiergruppe die Variabilität aller Species auf das Genaueste untersucht und die Unmöglichkeit dogmatischer Species-Unterscheidung im Einzelnen dargethan habe. Je nachdem der Systematiker hier die Begriffe von Genus, Species und Varietät weiter oder enger fasst, kann er in der kleinen Gruppe der Kalkschwämme nur ein einziges Genus mit drei Species, oder 3 Gattungen mit 289 Arten, oder gar 113 Genera mit 591 Species unterscheiden. Ausserdem sind aber alle diese mannichfaltigen Formen durch zahlreiche Zwischenstufen und Uebergangsformen so

zusammenhängend verbunden, dass man die gemeinsame Abstammung aller Calcispongien von einer einzigen Stammform, dem Olynthus, mit überzeugender Sicherheit nachweisen kann.

Hierdurch glaube ich die analytische Lösung des Problems von der Entstehung der Arten gegeben und somit die Forderung derjenigen Gegner der Descendenz-Theorie erfüllt zu haben, die „im Einzelnen“ die Abstammung verwandter Arten von einer Stammform nachgewiesen sehen wollten. Wem die synthetischen Beweise für die Wahrheit der Abstammungslehre nicht genügen, welche die vergleichende Anatomie und Ontogenie, die Paläontologie und Dysteleologie, die Chorologie und Systematik liefern, der mag die analytischen Beweise in der Monographie der Kalkschwämme, ein Product fünfjähriger genauester Beobachtungen, zu widerlegen suchen. Ich wiederhole: Wenn man der Descendenz-Theorie noch immer die Behauptung entgegenhält, dass die Abstammung aller Arten einer Gruppe bisher noch niemals überzeugend im Einzelnen nachgewiesen sei, so ist diese Behauptung nunmehr völlig grundlos. Die Monographie der Kalkschwämme liefert diesen analytischen Nachweis im Einzelnen wirklich, und wie ich überzeugt bin, mit unwiderleglicher Sicherheit. Jeder Naturforscher, der das umfangreiche, von mir benutzte Untersuchungs-Material durcharbeitet und meine Angaben prüft, wird finden, dass man bei den Kalkschwämmen im Stande ist, die Species Schritt für Schritt auf dem Wege ihrer Entstehung, *in statu nascenti*, zu verfolgen. Wenn dies aber wirklich der Fall ist, wenn wir in einer einzigen Klasse oder Familie die Abstammung aller Species von einer gemeinsamen Stammform nachzuweisen im Stande sind, dann ist auch die Frage von der Descendenz des Menschen definitiv gelöst, dann sind wir auch im Stande, die Abstammung des Menschen von niederen Thieren zu beweisen.

Damit ist auch die oft gestellte, und selbst in neuester Zeit noch von namhaften Naturforschern wiederholte Forderung erledigt, dass die Abstammung des Menschen von niederen Thieren, und zunächst von Affen, erst noch „sicher bewiesen“ werden müsse. Diese „sicheren Beweise“ sind längst vorhanden, und man braucht nur seine Augen zu öffnen, um sie zu sehen. Ganz vergeblich suchen viele sogenannte „Anthropologen“ diese Beweise darin, dass unmittelbare Uebergangsformen zwischen Menschen und Affen gefunden, oder gar aus einem lebenden Affen durch zweckmässige Erziehung ein Mensch herangebildet werden müsse. Vielmehr liegen die überzeugenden „sicheren Beweise“ in dem jetzt schon erworbenen

reichen Erfahrungs-Material klar vor. Die Quellenschätze der vergleichenden Anatomie und Ontogenie bleiben die sichersten Beweisgründe der Phylogenie. Es kommt daher nicht darauf an, neue Beweise für die Stammesgeschichte des Menschen aufzufinden, sondern darauf, die vorhandenen „sicheren Beweise“ kennen und verstehen zu lernen. Zur Lösung dieser Aufgabe sind die nachfolgenden Vorträge bestimmt.

Als ich vor 25 Jahren in meiner „Generellen Morphologie“ den ersten Versuch unternahm, die organische Formen-Wissenschaft durch die von CHARLES DARWIN reformirte Descendenz-Theorie mechanisch zu begründen, stand ich mit diesem Versuche fast allein. Die Gegenüberstellung der Ontogenie und Phylogenie, sowie der Nachweis der innigsten causalen Beziehungen zwischen diesen beiden Theilen der Entwickelungsgeschichte, den ich dort versuchte, stiess fast allgemein auf den lebhaftesten Widerstand. Es folgte ein Decennium des heftigsten „Kampfes um's Dasein“ für die neue Lehre. Seit 15 Jahren hat sich das Blatt völlig gewendet, und die phylogenetische Methode hat so allgemeinen Eingang und so fruchtbare Anwendung in allen Gebieten der Biologie gefunden, dass es überflüssig erscheint, ihre Geltung und ihre Erfolge hier noch näher zu erörtern. Die ganze morphologische Litteratur des letzten Decenniums legt dafür Zeugniss ab. Keine andere Wissenschaft aber ist dadurch so sehr in ihren tiefsten Fundamenten umgestaltet und zu so weitreichenden Folgerungen geführt worden, als diejenige, deren Grundzüge wir hier darlegen wollen, die monistische Anthropogenie.

Sechster Vortrag.

Die Eizelle und die Amoebe.

„Als die Vorfahren aller höheren Thiere müssen wir ganz einfache einzellige Thiere ansehen, wie es noch heutzutage die in allen Gewässern verbreiteten Amoeben sind. Dass auch die ältesten Urahnen des Menschengeschlechts solche ganz einfache Urthiere vom Formwerthe einer einzigen Zelle waren, ergiebt sich mit vollster Klarheit aus der unumstösslichen Thatsache, dass sich jedes menschliche Individuum aus einem Ei entwickelt, und dieses Ei ist, wie das Ei aller anderen Thiere, eine einfache Zelle. Wenn man daher unsere Theorie von der thierischen Herkunft des Menschengeschlechts „abscheulich, empörend und unsittlich" findet, so muss man ganz ebenso „abscheulich, empörend und unsittlich" die feststehende und jeden Augenblick durch das Mikroskop zu zeigende Thatsache finden, dass das menschliche Ei eine einfache Zelle ist, und dass diese Zelle nicht von dem Ei der anderen Säugethiere zu unterscheiden ist."

Stammbaum des Menschengeschlechts (1870).

Die Zelle oder Plastide, der Elementar-Organismus. Zellen-Theorie. Zusammensetzung der Zelle. Lebensthätigkeit der Zelle. Junge und reife Eizellen. Amoeben und amoeboide Zellen.

Inhalt des sechsten Vortrages.

Das Ei des Menschen und der Thiere ist eine einfache Zelle. Der entwickelte Mensch ist ein organisirter Zellenstaat. Autonome Zellen und Gewebe-Zellen. Bedeutung und wesentlicher Inhalt der Zellen-Theorie Begriff, Gestalt und Grösse der Zelle. Zusammensetzung aus zwei Bestandtheilen: Zellenkern (Nucleus, Karyoplasma) und Zellenleib (Cytosom, Cytoplasma). Actives Plasma und passive Plasma-Producte. Vergleich der einfachen nicht differenzirten Eizelle mit der höchst differenzirten Seelenzelle oder der Nervenzelle des Gehirns. Die Zelle als Elementar-Organismus oder als Individuum erster Ordnung. Plastiden oder Bildnerinnen. Ihre Lebenserscheinungen. Vegetale Functionen (Ernährung, Fortpflanzung). Animale Functionen (Bewegung, Empfindung). Die besondere Beschaffenheit der Eizelle. Dotter. Keimbläschen. Keimfleck. Eihülle, Ovolemma oder Chorion. Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf die Eizelle. Einzellige Organismen. Die Amoebe. Zusammensetzung und Lebenserscheinungen der Amoeben. Amoeboide Bewegungen. Amoeboide Zellen in vielzelligen Organismus. Bewegungs-Erscheinungen derselben und Aufnahme fester Stoffe. Fressende Blutzellen. Vergleich der Amoebe mit der Eizelle. Die amoeboiden Eizellen der Schwämme und ihre Bewegungen. Rückschluss aus der einzelligen Keimform auf die einzellige Stammform. Die Amoebe als gemeinsame Stammform der vielzelligen Organismen.

Litteratur:

Theodor Schwann, 1839. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.*

Johannes Müller, 1840. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* 6.—8. *Buch* (*Seelenleben*, *Zeugung*, *Entwickelung*).

Albert Kölliker, 1852. *Handbuch der Gewebelehre des Menschen.* (*VI. Aufl.* 1889.)

Rudolf Virchow, 1856. *Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftlichen Medicin.*

Carl Gegenbaur, 1861. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbelthier-Eier.* (*Archiv für Anatomie und Physiologie.*)

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Structurlehre und Individualitätslehre der Organismen.* (*III. Buch der Generellen Morphologie.*)

Eduard Van Beneden, 1870. *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf.*

Walther Flemming, 1882. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.*

Karl Frommann, 1887. *Zelle, Ei und Befruchtung* (*in Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde. II. Aufl.*).

Franz Leydig, 1885. *Zelle und Gewebe* (*Lehrbuch der vergleichenden Histologie*, 1857).

VI.

Meine Herren!

Um zu einem klaren Verständniss der Ontogenese oder der individuellen Entwickelung des Menschen zu gelangen, müssen wir unter den vielen wunderbaren und mannichfaltigen Vorgängen derselben die wichtigeren gehörig hervorheben, und von diesen bedeutenderen Anhaltspunkten aus die zahlreichen weniger wichtigen und bedeutsamen Erscheinungen beurtheilen. Als der erste und wichtigste Anhaltspunkt in dieser Beziehung, zugleich als der nothwendige Ausgangspunkt unserer ontogenetischen Untersuchung, tritt uns die Thatsache entgegen, dass jeder Mensch sich aus einem Ei entwickelt, und dass dieses Ei *eine einfache Zelle ist*. Diese *menschliche Eizelle* ist in ihrer gesammten Form und Zusammensetzung nicht wesentlich von der Eizelle der übrigen *Säugethiere* verschieden, während allerdings bestimmte Unterschiede zwischen der reifen Eizelle der Säugethiere und derjenigen der übrigen Thiere nachzuweisen sind.

Dieser ausserordentlich wichtigen Thatsache können nur wenige hinsichtlich ihrer fundamentalen Bedeutung an die Seite gestellt werden; trotzdem war sie im ersten Viertel unseres Jahrhunderts noch völlig unbekannt. Wie wir schon früher bemerkten, hat erst im Jahre 1827 Carl Ernst von Baer das Ei des Menschen und der Säugethiere thatsächlich durch Beobachtung nachgewiesen. Bis dahin hatte man irrthümlich grössere Bläschen, in denen das wahre, viel kleinere Ei erst eingeschlossen ist, als Eier betrachtet. Die wichtige Erkenntniss, dass dieses Säugethier-Ei eine einfache Zelle gleich dem Ei der übrigen Thiere ist, konnte natürlich erst gewonnen werden, seitdem überhaupt die Zellentheorie existirte. Diese wurde aber erst 1838 von Schleiden für die Pflanzen aufgestellt und von Schwann auf die Thiere ausgedehnt. Wie Sie bereits wissen, ist diese Zellentheorie von der grössten Bedeutung für das ganze Verständniss des menschlichen Organismus und seiner

Entwickelung. Es erscheint daher zweckmässig, hier einige Worte über den gegenwärtigen Zustand der Zellentheorie und über die Bedeutung der daran geknüpften allgemeinen Anschauungen vorauszuschicken.

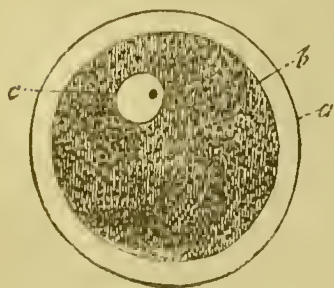


Fig. 1. **Die Eizelle des Menschen,** 100mal vergrössert. Die kugelige Dottermasse (*b*) ist von einer hellen Membran eingehüllt (Ovolemma, *a*) und schliesst einen excentrischen Kern (Keimbläschen, *c*) ein. Vergl. Fig. 13 S. 118.

Um die Zellentheorie, die wichtigste elementare Grundlage unserer morphologischen und physiologischen Anschauungen, richtig zu würdigen, kommt es vor Allem darauf an, dass man die Zelle als einen einheitlichen Organismus, als ein selbständiges lebendiges Wesen auffasst. Wenn wir den entwickelten Körper der Thiere und Pflanzen, wie den des Menschen, durch anatomische Zergliederung in Organe zerlegen, und wenn wir dann weiter diese gröberen Formbestandtheile oder Organe mit Hülfe des Mikroskops auf ihre feinere Zusammensetzung untersuchen, so werden wir durch die Wahrnehmung überrascht, dass alle diese verschiedenen Theile aus einem und demselben Grundbestandtheile oder Form-Elemente zusammengesetzt sind. Dieser allgemeine elementare Formbestandtheil ist eben die Zelle. Es ist ganz gleich, ob wir ein Blatt, eine Blume oder eine Frucht, ob wir einen Knochen, einen Muskel, eine Drüse, ein Stück Haut u. s. w. auf diese Weise anatomisch untersuchen, überall begegnen wir einem und demselben Form-Element, das man seit Schleiden Zelle nennt. Was diese Zelle eigentlich ist, darüber existiren zwar sehr verschiedene Ansichten; allein das Wesentliche unserer Anschauung von der Zelle beruht darauf, dass wir dieselbe als selbständige Lebenseinheit ansehen müssen. Die kleine Zelle ist, wie Brücke sagt, ein „Elementar-Organismus“, oder, wie Virchow sagt, ein „Lebensheerd“, ein Biomer. Am schärfsten wird sie vielleicht als die organische Einheit niedersten Ranges, als Individuum erster Ordnung bezeichnet; da die Zellen allein die activ thätigen Bildungsstätten aller Lebens-Erscheinungen sind, können wir sie auch Plastiden oder „Bildnerinnen“ nennen (Generelle Morphologie, Bd. I, S. 269). Diese Einheit besteht sowohl in der anatomischen Form, als in der physiologischen Function. Bei den Protisten, bei den einzelligen Urpflanzen und Urthieren, besteht der ganze Organismus zeitlebens nur aus einer einzigen auto-

nomen Zelle. Hingegen bei den Histonen, bei der grossen Mehrzahl der Thiere und Pflanzen stellt der Organismus bloss im ersten Anfange seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle dar, späterhin bildet er eine Zellengesellschaft, oder richtiger einen organisirten Zellenstaat. Unser eigener Körper ist in Wirklichkeit nicht eine einfache Lebenseinheit, wie zunächst die allgemein gültige, naive Auffassung des Menschen annimmt. Vielmehr ist unser Leib in Wahrheit eine höchst zusammengesetzte sociale Gemeinschaft von zahllosen mikroskopischen Organismen, eine Colonie oder ein Staat, der aus unzähligen selbständigen Lebenseinheiten besteht, aus verschiedenartigen Gewebe-Zellen[41]).

Der Ausdruck Zelle, der übrigens schon lange vor der Zellen-Theorie bestand, ist eigentlich unglücklich gewählt; SCHLEIDEN, der ihn zuerst im Sinne der Zellen-Theorie in die Wissenschaft einführte, nannte die kleinen Elementar-Organismen „Zellen", weil dieselben beim Durchschnitte der meisten Pflanzentheile als Kammern erscheinen, welche, ähnlich den Fächern oder Zellen einer Bienenwabe, mit festen Wänden zusammenstossen und mit einer Flüssigkeit oder einer weichen, breiartigen Masse gefüllt sind. Dieser auch von SCHWANN angenommene Begriff von der Zelle, als ein geschlossenes Säckchen oder Bläschen, welches mit einer Flüssigkeit angefüllt und von einer festen Hülle oder Wand umgeben ist, hat hat sich lange Zeit hindurch erhalten: aber gerade auf die meisten Zellen des Thierkörpers ist er gar nicht anwendbar. Je weiter man in der Erkenntniss der Zellen des Thierkörpers gelangte, desto mehr sah man ein, dass man den Zellenbegriff ganz anders fassen müsse; denn die umhüllende Membran oder die feste Wand fehlt bei vielen (und besonders bei jungen) Zellen ganz. Gegenwärtig wird daher allgemein die Zelle definirt als ein lebendiges, festweiches Plasma-Körperchen, d. h. als ein festflüssiges (weder festes, noch flüssiges), dichtes Klöschen, dessen eiweissartiger Körper einen festeren Kern einschliesst. Eine Umhüllung oder Membran kann zwar vorhanden sein, wie es bei den meisten Pflanzenzellen der Fall ist; sie kann aber auch fehlen, wie bei den meisten Thierzellen. Ursprünglich fehlt sie immer. Die Gestalt der jungen Zellen ist meist rundlich, später höchst mannichfaltig. Als Beispiele vergleichen Sie die Zellen aus verschiedenen Theilen des menschlichen Körpers in Fig. 3—7.

Das Wesentliche des Zellenbegriffes im heutigen Sinne besteht also in der Zusammensetzung des Zellenkörpers aus zwei verschiedenen activen Theilen, einem inneren und einem äusseren.

Der innere kleinere Bestandtheil ist der Zellenkern (*Nucleus*, Karyon oder *Cytoblastus*, Fig. 1 *c*, Fig. 2 *k*). Der äussere grössere Bestandtheil der Zelle, der den ersteren einschliesst, ist der eigentliche Zellenleib (*Celleus*, Cytos oder *Cytosoma*). Die weiche lebendige Substanz, welche den beiden Form-Bestandtheilen der Zelle zu Grunde liegt, besitzt eine eigenthümliche chemische Zusammensetzung und gehört zur Gruppe der eiweissartigen Plasma-Körper oder „Bildungsstoffe". Die wesentlichste und niemals fehlende Grundlage des Zellenkernes ist die Kernsubstanz (*Karyoplasma* oder Nuclein); diejenige des Zellenleibes, weicher als erstere, ist die Zellsubstanz (*Cytoplasma* oder Plastin). Im einfachsten Falle können beide Substanzen völlig einfach und homogen erscheinen, ohne weiter erkennbare Structur. Gewöhnlich aber kann man in denselben mit Hülfe sehr starker Vergrösserungen feinere Bau-Verhältnisse, Plasma-Structuren, erkennen. Die wichtigsten und die weitest verbreiteten von diesen sind die faserigen oder netzförmigen „Faden-Structuren" (Frommann) und die schaumartigen „Waben-Structuren" (Bütschli).

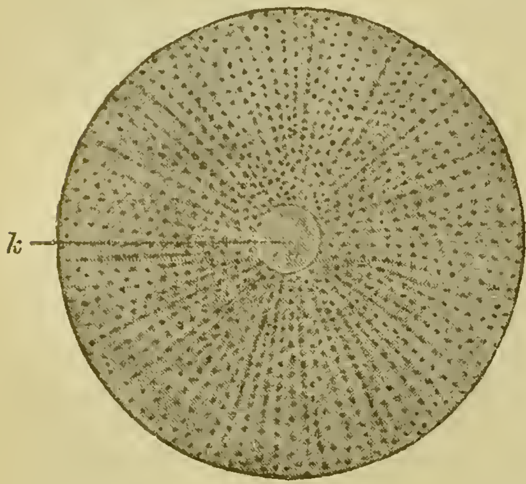
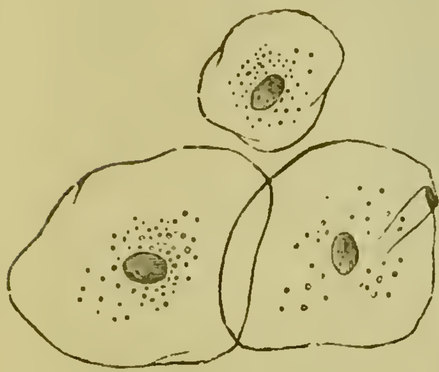
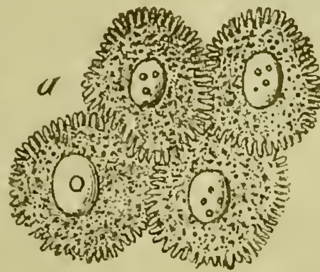


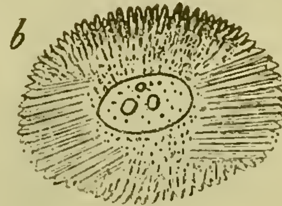
Fig. 2. **Stammzelle eines Sternthieres** (Cytula oder „erste Furchungszelle" = befruchtete Eizelle) nach Hertwig. *k* Kern, Karyon oder Nucleus.

Die Gestalt der Zelle oder die äussere Form des „Elementar-Organismus" zeigt eine endlose Mannichfaltigkeit, entsprechend der unbeschränkten Fähigkeit ihrer Anpassung an die verschiedensten Thätigkeiten und Existenz-Bedingungen. Im einfachsten Falle ist die Zelle kugelig (Fig. 2). Diese reguläre Kugelform findet sich namentlich bei solchen Zellen, welche die einfachsten Bau-Verhältnisse besitzen und welche sich frei und unabhängig von äusseren Druck-Verhältnissen in einer Flüssigkeit entwickeln. Nicht selten ist dann der Zellenkern ebenfalls kugelig und im Mittelpunkte des concentrischen Zellenleibes eingeschlossen (Fig. 2, *k*). In anderen Fällen besitzen die Zellen gar keine bestimmte Form, weil dieselben, in Folge von automatischen Bewegungen, in beständiger langsamer Veränderung begriffen ist; so bei den Amoeben (Fig. 15, 16), und den amoeboiden Wanderzellen (Fig. 11), auch bei ganz jungen Eiern (Fig. 12). Gewöhnlich aber nimmt die Zelle im Laufe ihres Lebens eine ganz bestimmte Form an. In den Ge-

weben des vielzelligen Thierkörpers, in denen zahlreiche gleichartige Zellen nach bestimmten erblichen Gesetzen verbunden sind, wird ihre Gestalt theils durch die Art dieser Verbindung, theils durch ihre besondere Thätigkeit bedingt. So finden wir z. B. in der Mundschleimhaut unserer Zunge ganz dünne und zarte Platten-Zellen oder Epithelzellen von rundlichen Umrissen (Fig. 3). In unserer Oberhaut sind ähnliche, aber härtere Deckzellen mittelst gesägter Ränder in einander gefügt (Fig. 4). In der Leber und in anderen Drüsen sind dickere und weichere Zellen reihenweise aneinander gekettet (Fig. 5).







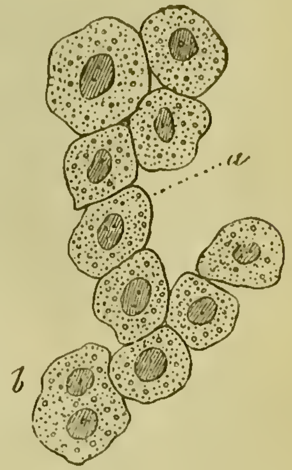


Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 3. **Drei Epithelzellen** von der Mundschleimhaut der Zunge.

Fig. 4. **Fünf Stachelzellen** oder Riffzellen, mit ineinander gefügten Rändern, aus der Oberhaut oder Epidermis; eine davon (*b*) ist isolirt.

Fig. 5. **Zehn Leberzellen**, eine davon (*b*) mit zwei Kernen.

Die letztgenannten Gewebe (Fig. 3—5) gehören zu den einfachsten und ursprünglichsten Formen, zur Gruppe der *Decken-Gewebe oder Epithelien*. Bei diesen „*primären Geweben*“ (zu denen auch die „Keimblätter“ gehören) sind gleichartige einfache Zellen pflasterähnlich oder schichtenweise angeordnet. Verwickelter wird die Anordnung und Gestaltung bei den *secundären Geweben*, die aus jenen erst nachträglich hervorgehen, beim Gewebe der Muskeln, Nerven, Knochen u. s. w. In den Knochen z. B., die zur Gruppe der *Stützgewebe oder Connective* gehören (Fig. 6), sind die Zellen sternförmig und hängen durch zahlreiche, netzförmig verbundene Ausläufer zusammen; ebenso im Zahngewebe (Fig. 7) und in anderen Formen des Stützgewebes, wo zwischen den Zellen eine weiche oder feste „Zwischen-Zellmasse“ (Grundsubstanz oder Intercellular-Substanz) ausgeschieden ist.

Die *Grösse der Zellen* ist ebenfalls sehr verschieden. Die überwiegende Mehrzahl der Elementar-Organismen ist dem blossen Auge unsichtbar und erst mittelst des Mikroskopes zu erkennen (durch-

schnittlich zwischen 0,01 und 0,1 mm). Es giebt jedoch viel kleinere Plastiden, wie z. B. die berühmten Bacterien, die theilweise erst mit Hülfe der stärksten Vergrösserungen sichtbar werden. Anderseits wachsen viele Zellen zu beträchtlicher Grösse heran und er-



Fig. 6. **Neun sternförmige Knochenzellen** mit verästelten Ausläufern.

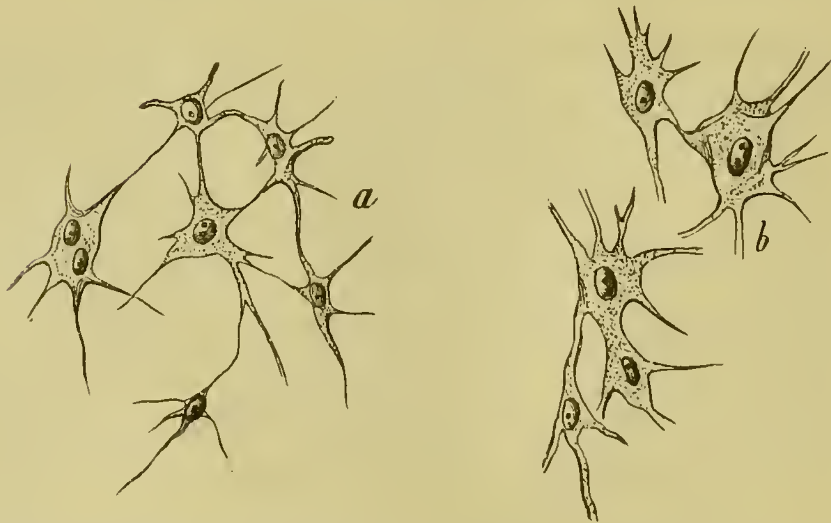


Fig. 7. **Elf sternförmige Zellen** aus dem Schmelzorgan eines Zahnes, durch ihre verästelten Ausläufer zusammenhängend.

reichen mehrere Millimeter oder Centimeter Durchmesser, so z. B. unter den einzelligen Protisten viele Rhizopoden (Radiolarien und Thalamophoren). Unter den Gewebe-Zellen des Thierkörpers werden viele Muskelfasern und Nervenfasern länger als ein Decimeter oder selbst als ein Meter. Zu den grössten Zellen gehören die dotter-

reichen Eizellen, so z. B. die gelbe „Dotterkugel" des Hühner-Eies, die wir nachher besprechen werden (Fig. 14, S. 120).

Ebenso wie die Grösse und Gestalt der Zellen, ist auch ihre Zusammensetzung höchst mannichfaltig. In dieser Beziehung ist es vor Allem wichtig, die activen und passiven Bestandtheile der Elementar-Individuen zu unterscheiden. Nur die ersteren, die activen Zell-Theile, sind wirklich lebendig und verursachen jene wunderbare Erscheinungs-Welt, die wir unter dem Begriff des „organischen Lebens" zusammenfassen; in erster Linie gehört dazu die innere Kernsubstanz (*Karyoplasma*), in zweiter Linie die äussere Zellsubstanz (*Cytoplasma*). Erst in dritter Linie kommen dann die passiven Zell-Theile in Betracht, die secundär von den letzteren gebildet werden, und die ich im IX. Capitel meiner „Generellen Morphologie" (p. 279) als Plasma-Producte zusammengefasst habe; diese sind theils äussere (Zellmembranen und Intercellular-Substanzen), theils innere (Zellsaft und Zellinhalt).

Der Zellenkern (*Nucleus* oder *Karyon*) meistens von einfacher rundlicher Form, ist ursprünglich ganz homogen (besonders bei ganz jugendlichen Zellen), und aus gleichartiger Kernsubstanz oder Karyoplasma gebildet (Fig. 2 *k*). Gewöhnlich aber wird der Kern später bläschenförmig, so dass man eine festere Kernbasis oder Kerngrundmasse (*Karyobasis*) und einen weicheren oder flüssigen Kernsaft (*Karyolymphe*) unterscheiden kann. Die Kernbasis bildet die umhüllende Membran des bläschenförmigen Kerns und meistens ein Gerüst oder Netzwerk von verästelten Fäden, welche von der Membran ausgehen und den mit Kernsaft gefüllten Hohlraum des Bläschens durchziehen. Dieses Kerngerüst (*Karyomitoma*) besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, von denen die eine (*Chromatin*) durch Carmin und andern Farbstoffe intensiv gefärbt wird, die andere (*Achromin* oder *Linin*) hingegen nicht. In einer Masche des Kerngerüstes (oder auch an der Innenseite der Kernhaut) liegt gewöhnlich ein dunklerer, stark lichtbrechender, fester Körper, der Kernkörper (*Nucleolus*); manche Zellkerne enthalten mehrere Nucleolen (so z. B. das Keimbläschen der Fisch-Eier und der Amphibien-Eier).

Der Zellenleib (*Celleus* oder *Cytosoma*) besteht ursprünglich, und im einfachsten Falle, ebenfalls aus einem gleichartigen, festflüssigen Plasma-Körper, aus der homogenen Zellsubstanz (*Cytoplasma*). Gewöhnlich aber wird nur der kleinere Theil desselben von der lebendigen activen Zellsubstanz gebildet (*Protoplasma*),

hingegen der grössere Theil von todten passiven Plasma-Producten (*Metaplasma*). Unter diesen letzteren kann man zweckmässig äussere und innere unterscheiden. Aeussere Plasma-Producte (nach aussen vom Protoplasma als feste „geformte Substanz" abgeschieden) sind die Zellhäute (Zell-Membranen) und die Zwischen-Zellmassen (Intercellular-Substanzen). Die inneren Plasma-Producte sind theils flüssiger Zellsaft (*Cytolymphe*),

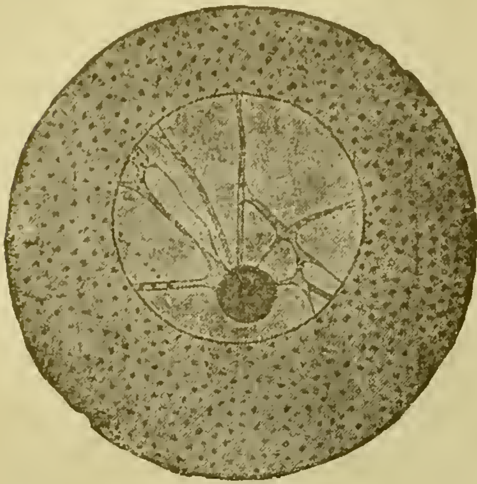


Fig 8. **Unreife Eizelle eines Sternthieres** Nach Hertwig. Der bläschenförmige Kern (das „Keimbläschen") ist kugelig, halb so gross wie die kugelige Eizelle, und umschliesst ein Kerngerüst, in dessen Knotenpunkt ein dunkler Nucleolus („Keimfleck") liegt.

theils festere geformte Gebilde (*Paraplasma*). Gewöhnlich sind in den reiferen und differenzirten Zellen diese verschiedenen Bestandtheile des Zellenleibes so angeordnet, dass das Protoplasma (ähnlich wie im bläschenförmigen Kern das Karyoplasma) ein Gerüstwerk bildet (*Cytomitoma*, Filarmasse oder Spongioplasma). Die Lücken dieses Zellgerüstes oder Maschenwerkes werden theils durch den flüssigen Zellsaft ausgefüllt (*Cytolymphe*), theils durch festere geformte Plasma-Producte (Paraplasma oder Interfilarmasse); unter diesen sind von besonderer Wichtigkeit kleine Plasma-Körnchen (*Granula* oder Mikrosomen) und Fettkörner (Liposomen). Ausserdem können aber auch noch viele andere Producte im Cytoplasma abgelagert werden, z. B. Concremente, Krystalle, Drüsen-Körner u. s. w.

Die einfache kugelige Eizelle, von deren Betrachtung wir ausgingen (Fig. 1, 2), behält in vielen Fällen die indifferente Beschaffenheit einer typischen Urzelle bei. Als Gegenstück dazu und als Beispiel einer hoch differenzirten Plastide, wollen wir jetzt einmal zum Vergleich eine grosse Nervenzelle oder Ganglienzelle aus dem Gehirn betrachten. Die Eizelle repräsentirt potentiell das ganze Thier; d. h. sie besitzt die Fähigkeit, aus sich allein den ganzen vielzelligen Thierkörper hervorzubilden; sie ist die gemeinsame Stammmutter aller der Generationen von zahllosen Zellen, die sich zu den verschiedenen Geweben des Thierkörpers ausbilden: sie vereinigt deren verschiedenartige Kräfte in gewissem Sinne in sich, aber nur potentiell, nur der Anlage nach. Im grössten Gegensatze dazu ist die Nervenzelle des Gehirns (Fig. 9) höchst einseitig ausgebildet. Sie vermag nicht gleich der Eizelle zahlreiche Zellen-

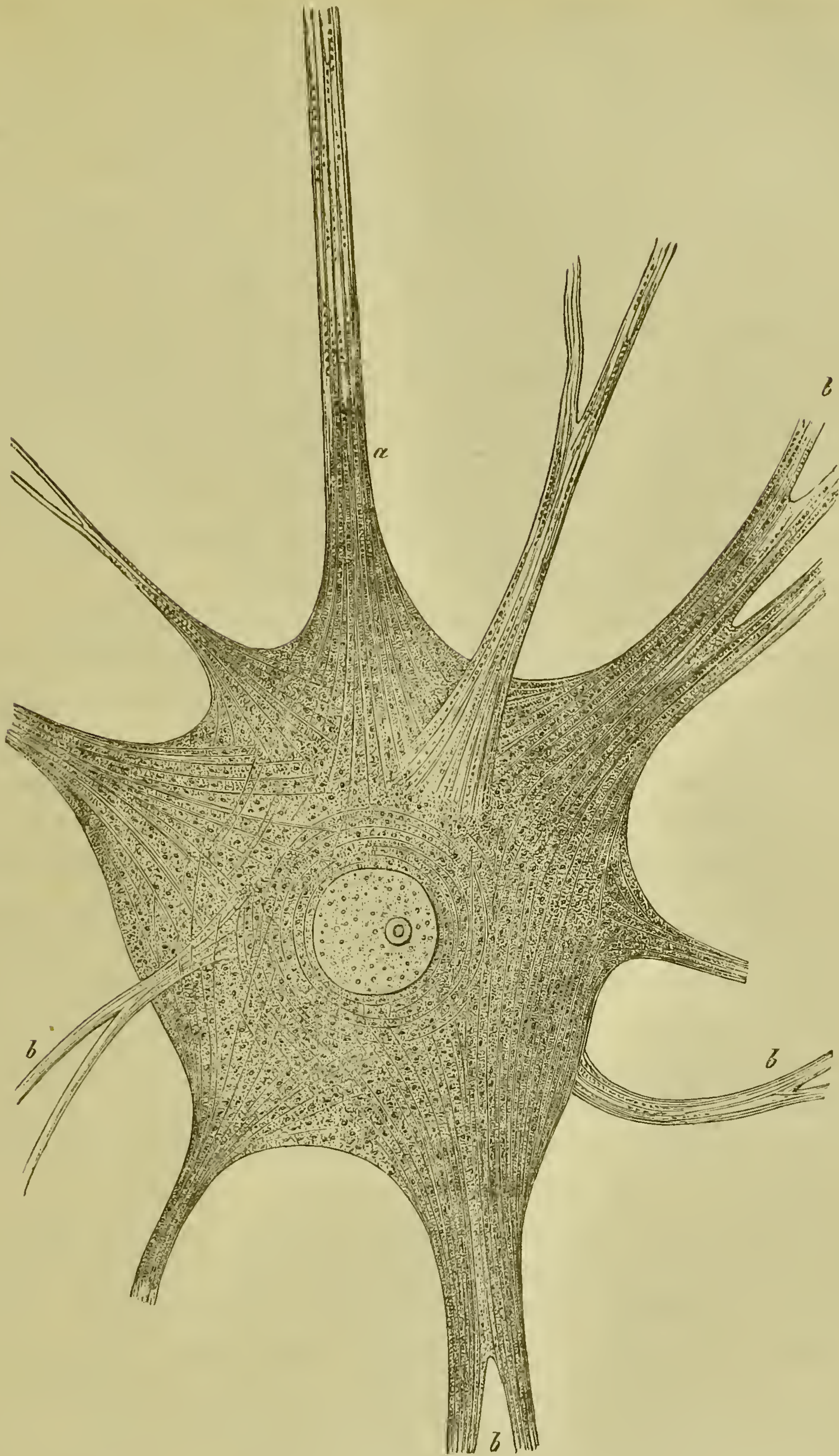


Fig 9. **Eine grosse verästelte Nervenzelle oder „Seelenzelle"** aus dem Gehirn eines elektrischen Fisches (Torpedo), 600mal vergrössert. In der Mitte der Zelle liegt der grosse helle kugelige Kern (*Nucleus*), der ein Kernkörperchen (*Nucleolus*) und in diesem einen Kernpunkt (*Nucleolinus*) umschliesst. Das Protoplasma der Zelle ist in zahllose feine Fäden (oder Fibrillen) zerfallen, die in einer feinkörnigen Zwischensubstanz eingebettet sind und sich in die verästelten Ausläufer der Zelle (*b*) fortsetzen. Ein Ausläufer (*a*) geht in eine Nervenfaser über. (Nach MAX SCHULTZE.)

Generationen zu erzeugen, von denen sich die einen zu Hautzellen, die anderen zu Fleischzellen, die dritten zu Knochenzellen u. s. w. umbilden. Dafür hat sich aber die Nervenzelle zur Erfüllung der höchsten Lebensthätigkeit ausgebildet; sie besitzt die Fähigkeit, zu empfinden, zu wollen, zu denken. Sie ist eine wahre Seelenzelle, ein Elementar-Organ der Seelenthätigkeit. Dem entsprechend besitzt sie eine höchst verwickelte, feinere Structur. Unzählige äusserst feine Fäden, vergleichbar den zahlreichen elektrischen Drähten einer grossen Central-Telegraphen-Station, ziehen sich mannichfach durchkreuzt durch das feinkörnige Protoplasma der Nervenzelle hin und begeben sich in die verästelten Ausläufer, die von dieser Seelenzelle ausgehen und sie mit anderen Nervenzellen und Nervenfasern in Verbindung setzen (*a, b*). Kaum können wir die verwickelten Bahnen derselben in der feinkörnigen Grundsubstanz des Cytoplasma-Leibes theilweise annähernd verfolgen.

Hier stehen wir vor einem höchst zusammengesetzten Apparate, dessen feinere Structur wir auch mit Hülfe unserer stärksten Mikroskope kaum begonnen haben zu erkennen, dessen Bedeutung wir überhaupt mehr ahnen als erkennen können. Seine verwickelte Zusammensetzung entspricht der höchst zusammengesetzten psychischen Function. Und dennoch ist auch dieses Elementar-Organ der Seelenthätigkeit, welches sich zu Tausenden in unserem Gehirn findet, weiter Nichts als eine einzige Zelle. Unser ganzes Seelenleben ist weiter Nichts, als das Gesammt-Resultat aus der vereinten Thätigkeit aller dieser Nervenzellen oder Seelenzellen. In der Mitte jener Zelle liegt ein grosser heller Kern, der ein kleines dunkles Kernkörperchen enthält. Auch hier, wie überall, bestimmt der Kern die Individualität der Zelle und beweist, dass das ganze Gebilde trotz seiner verwickelten feineren Structur nur den Formwerth einer einzigen Zelle besitzt.

Im Gegensatz zu dieser höchst entwickelten und höchst einseitig differenzirten Seelenzelle (Fig. 9) ist unsere Eizelle (Fig. 1, 2) noch gar nicht differenzirt. Doch müssen wir auch hier aus ihren Lebenseigenschaften auf eine höchst verwickelte chemische Zusammensetzung ihres Protoplasma-Körpers, auf eine feine Molecular-Structur schliessen, die unserem Auge völlig verborgen ist. Diese hypothetische Molecular-Structur des Plasma wird zwar jetzt allgemein angenommen; sie ist aber niemals wirklich beobachtet und liegt weit jenseits der Grenzen unserer mikroskopischen Wahrnehmung; sie darf ja nicht — wie es oft geschieht — verwechselt werden mit den feineren Plasma-Structuren (Faser-

netzen, Körner-Gruppen, Waben etc.), die wir wirklich mittelst starker Vergrösserungen beobachten können.

Wenn wir die Zellen als die Elementar-Organismen oder Form-Elemente, als die „Individuen erster Ordnung" bezeichneten, so bedarf diese Begriffsbestimmung eigentlich einer Einschränkung. Die Zellen stellen nämlich keineswegs die allerniedrigste Stufe der organischen Individualität dar, wie man gewöhnlich annimmt. Vielmehr giebt es noch einfachere Elementar-Organismen, die wir gleich beiläufig berühren wollen und auf die wir später zurückkommen werden. Das sind die Cytoden: lebende, selbständige Wesen, welche blos aus einem Stückchen Plasson bestehen; ihr ganz homogenes oder gleichartiges Körperchen besteht aus einer eiweissartigen Substanz, welche noch nicht in Karyoplasma und Cytoplasma differenzirt ist, sondern die Eigenschaften beider vereinigt enthält. Solche Cytoden sind z. B. die merkwürdigen Bacterien und die Moneren. (Vergl. den XIX. Vortrag.) Streng genommen müssen wir also sagen: der Elementar-Organismus oder „das Individuum erster Ordnung" tritt in zwei verschiedenen Stufen auf. Die erste und niedrigste Stufe ist die Cytode, die bloss aus einem Stückchen Plasson oder ganz einfachem „Urschleim" besteht. Die zweite und höhere Stufe ist die Zelle, welche bereits in Kernsubstanz und Zellsubstanz, gesondert oder differenzirt ist. Beide Stufen, Cytoden und Zellen, fassen wir unter dem Begriffe der Bildnerinnen oder Plastiden zusammen, weil sie in Wahrheit allein den Organismus bilden [42]. Allein bei den höheren Thieren und Pflanzen kommen solche Cytoden in der Regel nicht vor, sondern nur wirkliche Zellen, die einen Kern enthalten. Hier ist also das Elementar-Individuum immer bereits aus zwei chemisch und morphologisch verschiedenen Theilen zusammengesetzt, aus dem äusseren Zellenleib (*Cytosoma*) und dem inneren Zellenkern (Karyon).

Um sich nun wirklich zu überzeugen, dass jede Zelle ein selbstständiger Organismus ist, braucht man bloss die Lebenserscheinungen und die Entwickelung eines solchen kleinen Wesens zu verfolgen. Man sieht dann, dass dasselbe alle die wesentlichen Lebensthätigkeiten vollzieht, welche der ganze Organismus ausübt, und zwar ebensowohl die animalen als die vegetalen Functionen. Jedes dieser kleinen Wesen wächst und ernährt sich selbstständig. Es nimmt Säfte von aussen auf, die es aus der umgebenden Flüssigkeit aufsaugt: ja die nackten Zellen können sogar feste Körperchen an beliebigen Stellen ihrer Oberfläche aufnehmen, also

„fressen“, ohne dass sie dazu einen besonderen Mund und Magen nöthig hätten (vergl. Fig. 18, S. 127).

Jede einzelne Zelle ist ferner im Stande, sich fortzupflanzen. Diese Vermehrung geschieht in den meisten Fällen durch einfache Theilung, bald direct, bald indirect; die einfache directe (oder „amitotische“) Theilung ist seltener und kommt z. B. bei Blutzellen vor (Fig. 10). Dabei zerfällt zunächst der Kern durch

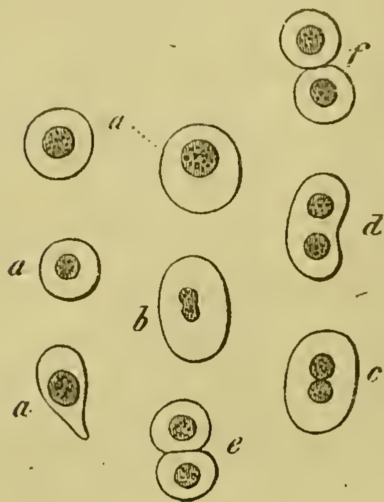


Fig. 10.

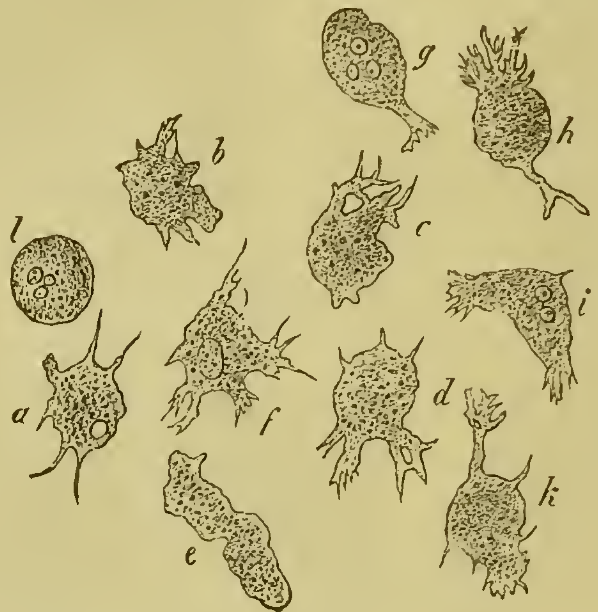


Fig. 11.

Fig. 10. **Blutzellen, welche sich durch directe Theilung vermehren**, aus dem Blute eines jungen Hirsch-Embryon. Jede Blutzelle hat ursprünglich einen Kern und ist kugelig (*a*). Sobald sie sich vermehren will, zerfällt zunächst der Zellenkern oder Nucleus in zwei Kerne (*b*, *c*, *d*) Dann schnürt sich auch der Protoplasmakörper zwischen den beiden Kernen ein, die sich von einander entfernen (*e*). Endlich wird diese Einschnürung vollständig, und die ganze Zelle zerfällt in zwei Tochterzellen (*f*). (Nach Frey.)

Fig. 11. **Bewegliche Zellen aus einem entzündeten Froschauge** (aus der wässerigen Feuchtigkeit des Auges oder dem Humor aqueus). Die nackten Zellen bewegen sich lebhaft kriechend umher, indem sie Amoeben oder Rhizopoden gleich feine Fortsätze aus ihrem nackten Protoplasmakörper ausstrecken. Diese Fortsätze ändern beständig ihre Zahl, Gestalt und Grösse. Der Kern dieser amoebenartigen Lymphzellen („Wanderzellen oder Planocyten“) ist nicht sichtbar, weil ihn die zahlreichen feinen Körnchen verdecken, die in dem Protoplasma zerstreut sind. (Nach Frey.)

Einschnürung in zwei gleiche Stücke; beide Hälften stossen sich ab, und darauf schnürt sich das Protoplasma zwischen beiden dergestalt ein, dass es ebenfalls in zwei gleiche Stücke auseinandergeht. Viel häufiger ist die indirecte oder „mitotische“ Zelltheilung, bei welcher das Karyoplasma des Kerns und das Cytoplasma des Zellenleibes in eine eigenthümliche Wechselwirkung treten, unter theilweiser Auflösung (*Karyolyse*), Bildung von Fadenknäueln und Schleifen (*Mitose*) und Bewegung der halbirten Plasmakörper gegen zwei polare, sich gegenseitig abstossende Attractions-Centren (*Karyokinese*).

Aber auch mit den animalen Functionen der Bewegung und Empfindung ist die Plastide begabt. Die einzelne Zelle ist im Stande, sich zu bewegen und herumzukriechen, wenn sie Raum zu freier Bewegung hat und nicht durch eine feste Hülle daran gehindert ist; sie streckt dann oberflächlich fingerförmige Fortsätze aus, die sie bald wieder einzieht und wobei sie ihre Form wechselt (Fig. 11). Endlich ist die junge Zelle empfindlich, mehr oder weniger reizbar: auf Einwirkung von chemischen und mechanischen Reizen führt sie gewisse Bewegungen aus. Wir können also der einzelnen Zelle alle die wesentlichen Functionen zuschreiben, die wir unter dem besonderen Gesammtbegriff des Lebens zusammenfassen: Empfindung, Bewegung, Ernährung, Fortpflanzung. Alle diese Eigenschaften, die das vielzellige hochentwickelte Thier besitzt, kommen auch bei der einzelnen Thierzelle schon vor, wenigstens in ihrem Jugendzustande. Ueber diese Thatsache existirt gegenwärtig kein Zweifel mehr, und wir können dieselbe also als die feste und bedeutungsvolle Grundlage unserer physiologischen Auffassung des Elementar-Organismus betrachten.

Ohne uns nun hier weiter auf die höchst interessanten Erscheinungen des Zellenlebens einzulassen, wollen wir sogleich die Anwendung der Zellentheorie auf das Ei versuchen. Hier ergiebt sich nun aus der vergleichenden Untersuchung das hochwichtige Resultat, dass jedes Ei ursprünglich eine einfache Zelle ist. Das ist deshalb von der grössten Bedeutung, weil unsere ganze Ontogenie sich demnach in das Problem auflöst: „Wie entsteht aus einem einzelligen Organismus ein viellzelliger?" Jedes organische Individuum ist ursprünglich eine einfache Zelle und als solche ein Elementar-Organismus, oder ein Individuum erster Ordnung. Erst später entsteht durch Theilung dieser Zelle ein Zellenhaufen, aus dem sich der vielzellige Organismus, ein Individuum höherer Ordnung, hervorbildet.

Wenn wir nun zunächst die ursprüngliche Beschaffenheit der Eizelle selbst etwas näher betrachten, so überzeugen wir uns von der ausserordentlich wichtigen Thatsache, dass in ihrem jugendlichen Zustande die Eizelle bei allen Thieren und beim Menschen dieselbe einfache und indifferente Bildung besitzt (Fig. 12). Wir sind nicht im Stande, irgend welche wesentlichen Unterschiede zwischen ihnen, weder hinsichtlich der äusseren Gestalt noch der inneren Zusammensetzung, aufzufinden. Späterhin sind die Eier, obwohl sie einzellig bleiben, doch sehr verschieden an Grösse und Gestalt, schliessen mannichfaltige Dotter-Körperchen ein, haben ver-

schiedene Umhüllungen u. s. w. Wenn man aber die Eier an ihrer Geburtsstätte aufsucht, da, wo sie entstehen, im Eierstock des weiblichen Thieres, so findet man diese Ur-Eier in den ersten Stadien ihres Lebens immer von derselben Bildung; und zwar stellt jedes Ur-Ei ursprünglich eine ganz einfache, rundliche, nackte, bewegliche Zelle dar, welche keine Membran besitzt; sie besteht bloss aus einem

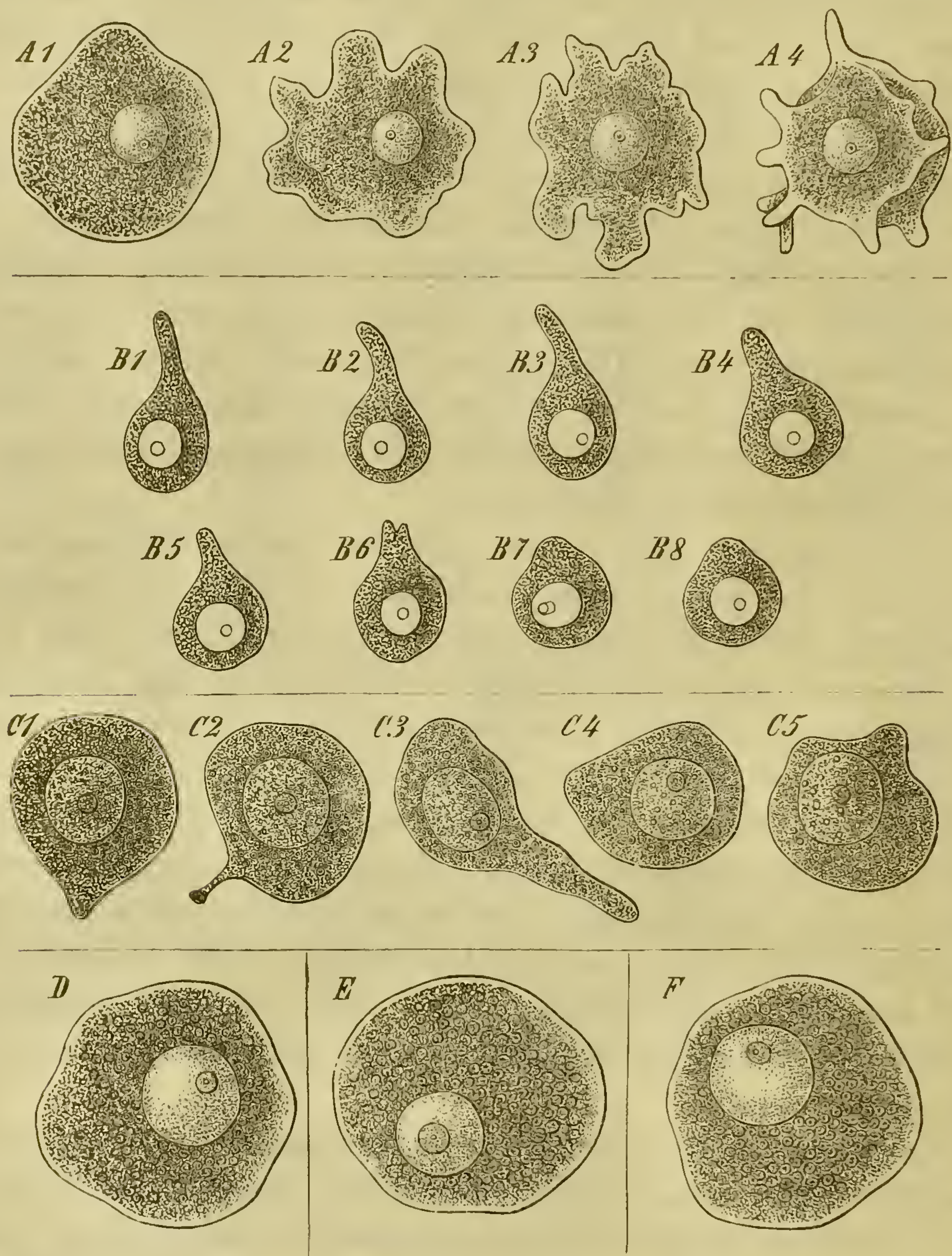


Fig. 12. **Ur-Eier verschiedener Thiere, amoeboide Bewegungen ausführend,** sehr stark vergrössert. Alle Ur-Eier sind nackte formveränderliche Zellen. In dem dunkeln feinkörnigen Protoplasma (Eidotter) liegt ein grosser bläschenförmiger Kern (Keimbläschen), und in diesem ein Kernkörperchen (Keimfleck), in dem oft noch ein Keimpunkt sichtbar ist. Fig. *A* 1—*A* 4. Ein Ur-Ei eines Kalkschwammes (*Leuculmis echinus*), in vier aufeinander folgenden Bewegungs-Zuständen. Fig. *B* 1—*B* 8. Ein Ur-Ei eines Schmarotzer-Krebses (*Chondracanthus cornutus*), in acht aufeinander folgenden Bewegungs-Zuständen. (Nach Eduard Van Beneden.) Fig. *C* 1—*C* 5. Ur-Eier der Katze, in verschiedenen Bewegungs-Zuständen. (Nach Pflüger.) Fig. *D*. Ein Ur-Ei der Forelle. Fig. *E*. Ein Ur-Ei des Hühnchens. Fig. *F*. Ein Ur-Ei des Menschen.

Cytoplasma-Klümpchen und dem davon umschlossenen Nucleus (Fig. 12). Diese beiden Theile führen beim Ei schon seit langer Zeit besondere Namen: man nennt nämlich den Zellenleib hier Dotter (*Vitellus*); und der Zellenkern führt den Namen des Keimbläschens (*Vesicula germinativa*). Der Kern ist bei der Eizelle in der Regel von weicher, meist bläschenartiger Beschaffenheit. Im Innern dieses Bläschens findet sich, wie bei vielen anderen Zellen, ein Kerngerüst und ein drittes, festes Körperchen eingeschlossen, welches man bei gewöhnlichen Zellen das Kernkörperchen nennt (*Nucleolus*). Bei der Eizelle heisst es Keimfleck (*Macula germinativa*). Endlich findet man in vielen Eiern (aber nicht in allen) innerhalb dieses Keimfleckes noch ein innerstes Pünktchen, einen Nucleolinus, welchen man Keimpunkt (*Punctum germinativum*) nennen kann. Indessen haben diese letzteren beiden Theile (Keimfleck und Keimpunkt), wie es scheint, nur eine untergeordnete Bedeutung; von fundamentaler Bedeutung sind nur die beiden ersten Bestandtheile: der Dotter und das Keimbläschen. An dem Dotter ist der active Bildungsdotter (*Protoplasma*) von dem passiven Nahrungsdotter (*Deutoplasma*) wohl zu unterscheiden.

Bei vielen niederen Thieren (z. B. Schwämmen, Polypen, Medusen) behalten die nackten Eizellen ihre ganz einfache ursprüngliche Beschaffenheit bis zur Befruchtung bei. Bei den meisten Thieren aber erleiden sie schon vorher bestimmte Veränderungen: sie erhalten theils bestimmte Zusätze zum Dotter, welche die Ernährung des Eies vermitteln (Nahrungsdotter), theils äussere Hüllen oder Membranen, welche zum Schutze desselben dienen (Eihüllen, Ovolemma oder Prochorion). Eine solche Hülle entsteht bei allen Säugethier-Eiern im Laufe der weiteren Ausbildung. Die kleine Kugel wird mit einer dicken Kapsel von vollkommen durchsichtiger, glasartiger Beschaffenheit umgeben, *Zona pellucida* oder *Ovolemma pellucidum* genannt (Fig. 13). Wenn wir diese letztere recht genau mit dem Mikroskop betrachten, können wir darin sehr feine radiale Striche wahrnehmen, welche die Zona durchziehen und nichts anderes als sehr feine Canäle sind. Das Ei des Menschen ist von dem der meisten anderen Säugethiere sowohl im unreifen als auch im ausgebildeten Zustande nicht zu unterscheiden. Seine Form, seine Grösse, seine Zusammensetzung bleibt überall nahezu dieselbe. In völlig ausgebildetem Zustande beträgt sein Durchmesser durchschnittlich $^1/_{10}$ Linie oder 0,2 mm. Wenn man das Säugethier-Ei gehörig isolirt hat und auf einer Glasplatte gegen das Licht hält, kann man es eben mit blossem Auge als feines Pünktchen erkennen.

Dieselbe Grösse haben die Eier der meisten höheren Säugethiere. Fast immer beträgt der Durchmesser der kugeligen Eizelle zwischen $^1/_{20}$ und $^1/_{10}$ Linie (0,1—0,2 mm). Immer hat sie dieselbe Kugelform; immer dieselbe charakteristische dicke Hülle; immer dasselbe helle kugelige Keimbläschen mit seinem dunkeln Keimfleck. Auch

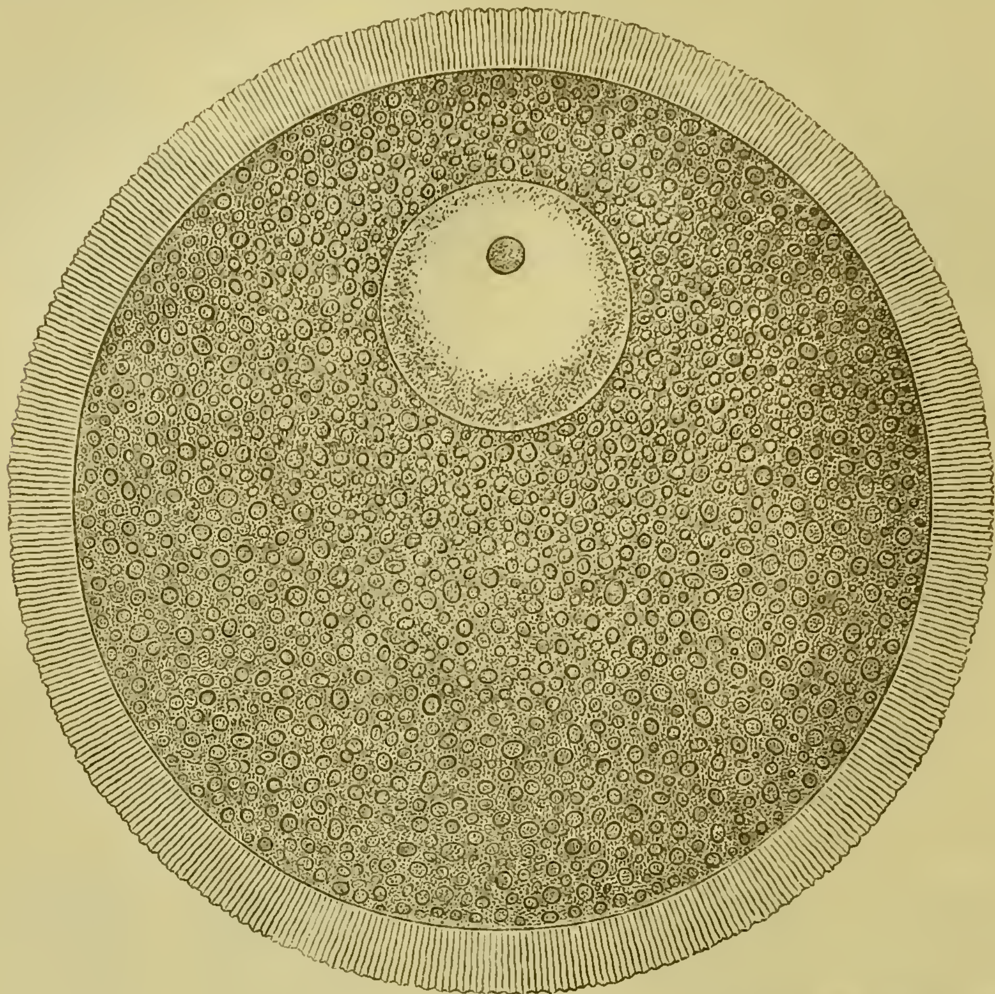


Fig. 13. **Das Ei des Menschen,** aus dem Eierstock des Weibes genommen, 400mal vergrössert. Das ganze Ei ist eine einfache kugelrunde Zelle. Die Hauptmasse der kugeligen Eizelle wird durch den körnigen Eidotter (*Deutoplasma*) gebildet, welcher in dem activen Protoplasma gleichmässig vertheilt ist und aus zahllosen feinen Dotterkörnchen besteht. Oben im Eidotter liegt das helle kugelige Keimbläschen, welches dem Zellkern (Nucleus) entspricht. Dieses enthält ein dunkleres Körnchen, den Keimfleck, welcher das Kernkörperchen (Nucleolus) darstellt. Umschlossen ist der kugelige Dotter von der dicken hellen Eihaut (*Ovolemma* oder Zona pellucida). Diese ist von sehr zahlreichen, radial gegen den Mittelpunkt der Kugel gerichteten haarfeinen Linien durchzogen, den Porencanälen, durch welche bei der Befruchtung die fadenförmigen beweglichen Samenzellen in den Eidotter eindringen.

wenn wir das beste Mikroskop mit der stärksten Vergrösserung anwenden, sind wir nicht im Stande, einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Ei des Menschen, des Affen, des Hundes u. s. w. zu entdecken. Damit soll nicht gesagt sein, dass überhaupt keine Unterschiede zwischen den Eiern dieser verschiedenen Säugethiere existiren. Im Gegentheil müssen wir solche, wenigstens mit Bezug auf die chemische Zusammensetzung, ganz allgemein annehmen.

Auch die Eier der Menschen sind unter sich alle verschieden; denn sonst würde ja nicht aus jedem Ei eine eigenthümliche Person sich entwickeln. Nach dem Gesetze der individuellen Ungleichheit müssen wir voraussetzen, dass „alle organischen Individuen von Beginn ihrer individuellen Existenz an ungleich, wenn auch oft höchst ähnlich sind" (Gen. Morph. Bd. II, S. 202). Freilich sind wir mit unseren rohen und unvollkommenen Hülfsmitteln nicht im Stande, diese feinen individuellen Unterschiede, welche nur in der Molecular-Structur zu suchen sind, wirklich zu erkennen. Für die gemeinsame Abstammung des Menschen und der übrigen Säugethiere bleibt aber trotzdem die auffallende morphologische Aehnlichkeit ihrer Eier, die uns als völlige Gleichheit erscheinen kann, sehr beweisend. Denn die gleiche Keimform lässt auf eine gemeinsame Stammform schliessen. Hingegen sind auffallende Eigenthümlichkeiten vorhanden, durch welche man sehr leicht das reife Ei der Säugethiere von dem reifen Ei der Vögel, der Amphibien, der Fische und anderer Wirbelthiere unterscheiden kann (vergl. den Schluss des XXIX. Vortrages).

Besonders verschieden ist das reife Vogel-Ei (Fig. 14). In ihrer ersten Jugend freilich, als Ur-Ei (Fig. 12 *E*), ist auch diese Eizelle derjenigen der Säugethiere (Fig. 12 *F*) ganz ähnlich. Allein später nimmt sie noch innerhalb des Eileiters eine Masse von Nahrung in sich auf und verarbeitet diese zu dem bekannten mächtigen gelben Dotter. Wenn man ein ganz junges Ei im Eierstocke des Huhnes untersucht, so findet man eine einfache, kleine, nackte, amoeboide Zelle, ganz gleich den jungen Eizellen anderer Thiere (Fig. 12). Später wächst es aber so beträchtlich, dass es sich zu der bekannten gelben Dotterkugel ausdehnt. Der Kern der Eizelle oder das Keimbläschen wird dadurch ganz an die Oberfläche der kugeligen Eizelle gedrängt und ist hier in eine geringe Menge von hellerem, sogenanntem weissen Dotter eingebettet. Dieser bildet daselbst einen kreisrunden weissen Fleck, der unter dem Namen des Hahnentritts oder der Einarbe (*Cicatricula*) bekannt ist (Fig. 14 *b*). Von der Narbe aus setzt sich ein dünner Strang von weisser Dottermasse durch den gelben Dotter hindurch bis zur Mitte der kugeligen Zelle fort, wo er in eine kleine centrale Kugel (die fälschlich sogenannte Dotterhöhle oder *Latebra*, Fig. 14 *d'*) anschwillt. Die gelbe Dottermasse, welche diesen weissen Dotter umgiebt, erscheint am erhärteten Ei concentrisch geschichtet (*c*). Aeusserlich ist der gelbe Dotter von einer zarten structurlosen Dotterhaut (*Membrana vitellina*) umgeben (*a*).

Da die grosse gelbe Eizelle des Vogels bei den grössten Vögeln mehrere Zoll Durchmesser erreicht und bläschenförmige Dotterkörperchen einschliesst, glaubte man früher, sie nicht als einfache Zelle betrachten zu dürfen. Indessen wurde dieser Irrthum, welcher His und andere Embryologen zu ganz falschen Schlüssen noch neuerdings verleitete, schon vor dreissig Jahren durch Gegenbaur

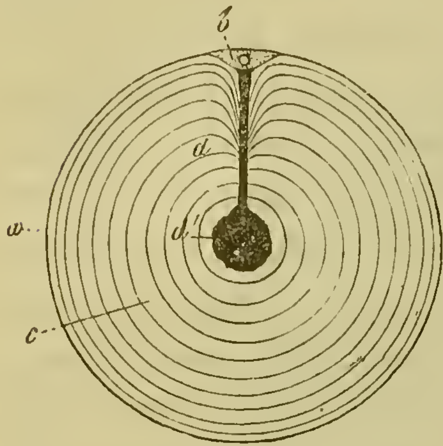


Fig. 14. **Eine reife Eizelle aus dem Eierstock eines Huhnes.** Der gelbe Nahrungsdotter (*c*) ist aus vielen concentrischen Schichten (*d*) zusammengesetzt und von einer dünnen Dotterhaut (*a*) umhüllt. Der Zellenkern oder das Keimbläschen liegt oben in der Einarbe (*b*). Von da setzt sich der weisse Dotter bis in die centrale Dotterhöhle fort (*d'*). Doch sind beide Dotterarten nicht scharf geschieden.

widerlegt. Die unbefruchtete und ungetheilte Eizelle des Vogels bleibt mit ihrem einfachen Kerne eine wirkliche Zelle, mag dieselbe noch so sehr durch Production gelber Dottermasse anwachsen. Jedes Thier, welches einen einzigen Zellenkern enthält, jede Amoebe, jede Gregarine, jedes Infusionsthierchen, ist einzellig, und bleibt einzellig, wenn es auch noch so viel verschiedene Stoffe frisst. Ebenso bleibt die Eizelle eine einfache Zelle, mag sie später noch so viel gelben Nahrungsdotter im Innern ihres Protoplasma anhäufen. Gegenbaur und Van Beneden haben dies in ihren trefflichen Arbeiten über die Eier der Wirbelthiere klar nachgewiesen [43]).

Anders verhält sich das Vogel-Ei natürlich, sobald es befruchtet wird. Dann zerfällt sein Zellenkern durch wiederholte Theilung in viele Kerne, und ebenso theilt sich entsprechend das Protoplasma der Narbe oder des Hahnentrittes, welches dieselben umgiebt. Dann besteht das Vogel-Ei aus so vielen Zellen, als Kerne in der Narbe vorhanden sind. An dem befruchteten und gelegten Vogel-Ei, das wir täglich verzehren, ist daher die gelbe Dotterkugel bereits ein vielzelliger Körper. Ihre Narbe ist aus vielen Zellen zusammengesetzt und wird nun als Keimscheibe (oder *Discus blastodermicus*) bezeichnet. Wir kommen im IX. Vortrage darauf zurück.

Nachdem das reife Vogel-Ei (Fig. 14) aus dem Eierstock ausgetreten und im Eileiter befruchtet worden ist, umgiebt sich dasselbe mit verschiedenen Hüllen, die von der Wand des Eileiters ausgeschieden werden. Zunächst um die gelbe Dotterkugel lagert sich die mächtige klare Eiweissschicht ab; ferner die äussere harte

Kalkschale, an der innen noch eine feine Schalenhaut anliegt. Alle diese nachträglich um das Ei gebildeten Hüllen und Zusätze sind für die Bildung des Embryo von keiner Bedeutung; es sind Theile, die nur zum Schutze der ursprünglichen einfachen Eizelle dienen. Auch bei anderen Thieren finden wir oft ausserordentlich grosse Eier mit mächtigen Hüllen, z. B. beim Haifische. Auch hier ist ursprünglich das Ei eigentlich ganz dasselbe wie beim Säugethier, nämlich eine ganz einfache nackte Zelle. Dann aber wird auch hier, wie beim Vogel, eine beträchtliche Quantität von Nahrungsdotter innerhalb des ursprünglichen Eidotters angesammelt: Proviant für den entstehenden Embryo; aussen um das Ei werden verschiedene Hüllen gebildet. Aehnliche innere und äussere Zugaben erhält die Eizelle auch bei vielen anderen Thieren. Dieselben haben aber überall nur eine physiologische, keine morphologische Bedeutung; sie sind von keinem directen Einfluss auf die Gestaltung des Keimes selbst. Theils werden sie als Nahrungsmittel vom Embryo verzehrt theils dienen sie nur als schützende Umhüllung desselben. Daher können wir sie hier ganz ausser Acht lassen, und wollen uns nur an das Wichtigste halten: an die wesentliche Gleichheit der ursprünglichen Eizelle beim Menschen und bei den übrigen Thieren (Fig. 12).

Lassen Sie uns nun hier zum ersten Male von unserem biogenetischen Grundgesetze Gebrauch machen und unmittelbar dieses fundamentale Causal-Gesetz der Entwickelungsgeschichte auf die Eizelle des Menschen anwenden. Wir kommen dann zu einem höchst einfachen, aber höchst bedeutsamen Schlusse. Aus der einzelligen Beschaffenheit des menschliches Eies und des Eies der übrigen Thiere folgt nach dem biogenetischen Grundgesetze unmittelbar der Schluss, dass alle Thiere mit Inbegriff des Menschen ursprünglich von einem einzelligen Organismus abstammen. Wenn wirklich jenes Grundgesetz wahr ist, wenn wirklich die Keimesgeschichte ein Auszug oder eine verkürzte Wiederholung der Stammesgeschichte ist (— und wir können nicht daran zweifeln —), dann müssen wir aus der Thatsache, dass alle Eier ursprünglich einfache Zellen sind, nothwendig die Folgerung ziehen, dass alle vielzelligen Organismen ursprünglich von einzelligen Organismen abstammen. Da nun aber die ursprüngliche Eizelle beim Menschen und allen Thieren dieselbe einfache und indifferente Beschaffenheit besitzt, so werden wir auch mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass jene einzellige Stammform der

gemeinsame einzellige Stamm-Organismus für das ganze Thierreich, den Menschen mit inbegriffen war. Doch erscheint uns diese letztere Hypothese keineswegs so nothwendig und so absolut sicher, wie jene erste Folgerung.

Der Rückschluss aus der einzelligen Keimform auf die einzellige Stammform ist so einfach, aber doch auch so bedeutungsvoll, dass nicht genug Gewicht auf denselben gelegt werden kann. Wir müssen daher zunächst die Frage aufwerfen, ob es vielleicht noch heutzutage einzellige Organismen giebt, aus deren Form wir annähernd auf die einzellige Ahnenform der vielzelligen Organismen schliessen dürfen. Die Antwort auf diese Frage lautet: Allerdings! Ganz gewiss giebt es noch jetzt einzellige Organismen, die ihrer ganzen Beschaffenheit nach eigentlich weiter nichts als eine permanente Eizelle sind. Es giebt selbständige einzellige Organismen von einfachster Beschaffenheit, die sich nicht weiter entwickeln, die als einfache nackte Zellen ihr ganzes Leben vollbringen und sich als solche fortpflanzen, ohne zu weiterer Ausbildung zu gelangen. Wir kennen jetzt eine grosse Anzahl solcher einzelliger Organismen, z. B. die Gregarinen, Flagellaten, Acineten, Infusorien u. s. w. Indessen einer unter ihnen interessirt uns vor allen anderen, weil er bei jener Frage sofort in den Vordergrund tritt, und als die der wirklichen Stammform am meisten sich annähernde einzellige Urform angesehen werden muss. Dieser Organismus ist die Amoebe.

Unter dem Namen Amoeba fasst man schon seit langer Zeit eine Anzahl von mikroskopischen einzelligen Organismen zusammen, welche keineswegs selten sind, sondern im Gegentheil sehr verbreitet vorkommen, namentlich im süssen Wasser, aber auch im Meere; neuerdings hat man sie auch als Bewohner der feuchten Erde kennen gelernt. Wenn man eine solche lebende Amoebe in einem Tropfen Wasser unter das Mikroskop bringt und bei starker Vergrösserung betrachtet, so erscheint dieselbe gewöhnlich als ein rundliches Körperchen von ganz unregelmässiger und wechselnder Form (Fig. 15, 16). In der weichen, schleimigen, halbflüssigen Körpermasse, die aus Protoplasma besteht, bemerken wir weiter nichts, als ein darin eingeschlossenes, festeres oder bläschenförmiges Körperchen, den Zellenkern. Dieser einzellige Körper bewegt sich nun selbstständig und kriecht auf dem Glase, auf welchem wir ihn betrachten, nach verschiedenen Richtungen umher. Die Ortsbewegung geschieht dadurch, dass der formlose Körper an verschiedenen Theilen seines Umfanges fingerartige Fortsätze ausstreckt, welche

in langsamem, aber beständigem Wechsel begriffen sind, und die übrige Körpermasse nach sich ziehen. Nach einiger Zeit kann das Schauspiel sich ändern: die Amoebe steht plötzlich still, zieht ihre Fortsätze ein und nimmt Kugelgestalt an. Bald aber beginnt sich das Schleimkügelchen wieder auszubreiten, nach einer anderen Richtung hin Fortsätze auszustrecken und sich aufs Neue fortzubewegen. Diese veränderlichen Fortsätze heissen Scheinfüsse oder Pseudopodien, weil sie sich physiologisch wie Füsse verhalten und doch keine besonderen Organe in morphologischem Sinne sind. Denn sie vergehen ebenso rasch, als sie entstehen, und sind weiter nichts als veränderliche Erhebungen der halbflüssigen, homogenen und structurlosen Körpermasse.



Fig. 15. **Eine kriechende Amoebe** (stark vergrössert). Der ganze Organismus hat den Formenwerth einer einfachen nackten Zelle und bewegt sich mittelst der veränderlichen Fortsätze umher, welche von seinem Protoplasma-Körper ausgestreckt und wieder eingezogen werden. Im Innern desselben ist der rundliche Zellenkern oder Nucleus mit seinem Kernkörperchen verborgen.

Wenn man eine solche kriechende Amoebe mit einer Nadel berührt oder wenn man einen Tropfen Säure dem Wasser zusetzt, so zieht in Folge dieses mechanischen oder chemischen Reizes der ganze Körper sich sofort zusammen. Gewöhnlich nimmt der Körper dann wieder Kugelgestalt an. Unter gewissen Umständen, z. B. wenn die Verunreinigung des Wassers länger andauert, beginnt auch wohl die Amoebe sich einzukapseln. Sie schwitzt eine homogene Hülle oder Kapsel aus, die alsbald erhärtet, und erscheint nun im Ruhezustand als eine kugelige Zelle, die von einer schützenden Membran umgeben ist. Ihre Nahrung nimmt die einzellige Amoebe entweder dadurch auf, dass sie unmittelbar aus dem Wasser aufgelöste Stoffe durch Imbibition aufsaugt, oder dadurch, dass sie fremde feste Körperchen, mit denen sie in Berührung kommt, in sich hineindrückt. Dies letztere kann man jeden Augenblick beobachten, indem man sie zum Fressen nöthigt. Wenn man fein pulverisirte Farbstoffe, z. B. Carmin, Indigo, sehr fein zertheilt in das Wasser bringt, dann sieht man, wie der weiche Körper der Amoebe diese Farbstoffkörnchen in sich hineindrückt, wie die weiche Zellsubstanz über den Körnchen zusammenfliesst. Die Amoebe kann so auf jeder Stelle ihrer Körperoberfläche Nahrung aufnehmen, ohne

dass irgend welche besonderen Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung existiren, ohne dass ein wahrer Mund und ein wirklicher Darm vorhanden sind.

Indem nun die Amoebe auf solche Weise Nahrung aufnimmt und die gefressenen Körperchen in ihrem Protoplasma auflöst, wächst sie; und nachdem sie durch fortgesetzte Nahrungsaufnahme ein gewisses Maass des Umfangs erreicht hat, tritt ihre Fortpflanzung ein. Diese geschieht in der einfachsten Weise durch Theilung (Fig. 16). Zunächst zerfällt der innere Kern in zwei gleiche Stücke. Dann theilt sich auch das Protoplasma zwischen den beiden neuen Kernen, und die ganze Zelle zerfällt in zwei Tochterzellen, indem das Protoplasma um jeden der beiden Kerne sich ansammelt. Die dünne Brücke von Protoplasma, welche die beiden Tochterzellen anfangs noch verbindet, reisst bald durch. Wir finden hier die einfache Form der directen Kerntheilung. Ohne Mitose oder Fadenbildung zerfällt zunächst der homogene Zellenkern unmittelbar in zwei Hälften; diese stossen sich ab und wirken als Anziehungspunkte auf die umgebende Zellsubstanz oder das Protoplasma.

Obgleich die Amoebe also weiter nichts als eine einfache Zelle ist, so zeigt sie sich dennoch im Stande, alle Functionen des vielzelligen Organismus für sich zu vollziehen. Sie bewegt sich kriechend, sie empfindet, sie ernährt sich, sie pflanzt sich fort. Es giebt Arten von solchen Amoeben, die man mit blossem Auge ganz gut sehen kann; die meisten Arten aber sind mikroskopisch klein. Weshalb wir nun gerade die Amoeben als diejenigen einzelligen Organismen betrachten, deren phylogenetische Beziehungen zur Eizelle besonders wichtig sind, das ergiebt sich aus folgenden Thatsachen. Bei vielen niederen Thieren bleibt die Eizelle bis zur Befruchtung in ihrem ursprünglichen nackten Zustande, bekommt keine Hüllen und ist dann oft gar nicht von einer gewöhnlichen Amoebe zu unterscheiden. Gleich der letzteren können auch diese nackten Eizellen Fortsätze ausstrecken und sich als Wanderzellen umherbewegen. Bei den Schwämmen oder Spongien kriechen diese beweglichen Eizellen im mütterlichen Organismus wie selbstständige Amoeben frei umher (Fig. 17). Sie sind hier schon von früheren Naturforschern beobachtet, aber für fremde Organismen, nämlich für parasitische Amoeben gehalten worden, die als schmarotzende Eindringlinge im Körper des Schwammes leben. Erst später hat man erkannt, dass diese angeblichen einzelligen Parasiten oder Schmarotzer nichts weiter sind, als die Eizellen des Schwammes

selbst. Dieselbe merkwürdige Erscheinung finden wir auch bei anderen niederen Thieren, z. B. bei den zierlichen glockenförmigen Pflanzenthieren, die wir Polypen und Medusen nennen; auch bei ihnen bleiben die Eier nackte, hüllenlose Zellen, welche amoeben-

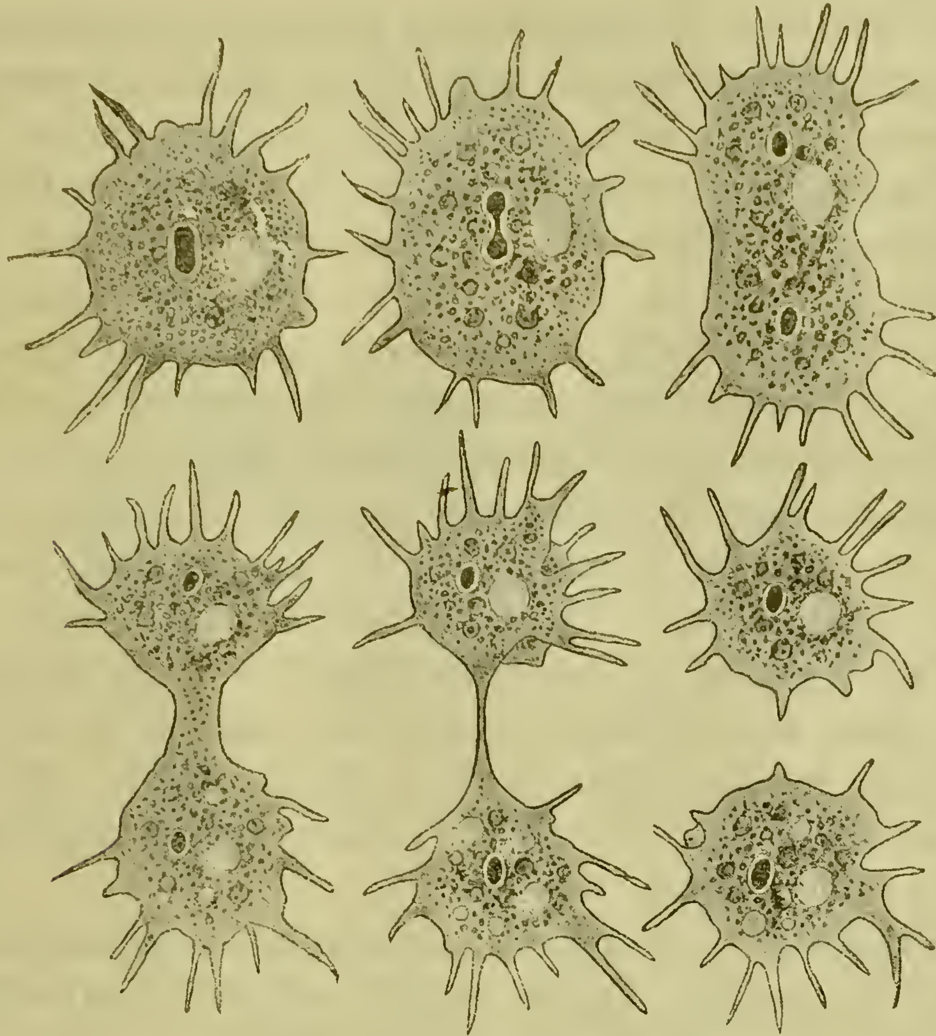


Fig. 16.

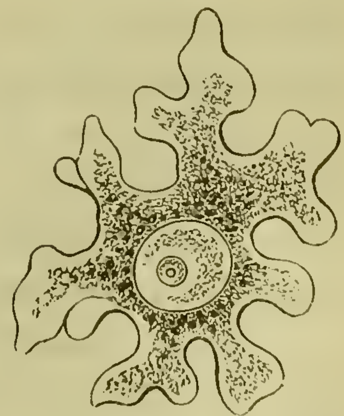


Fig. 17.

Fig. 16. **Theilung einer einzelligen Amoebe** (*Amoeba polypodia*), in sechs Stadien. Nach F. E. Schulze. Der dunkle Fleck ist der Zellenkern, der helle Fleck eine contractile Vacuole im Protoplasma. Letztere theilt sich ebenfalls.

Fig. 17. **Eizelle eines Kalkschwammes** (Olynthus). Die Eizelle bewegt sich kriechend im Körper des Schwammes umher, indem sie formwechselnde Fortsätze ausstreckt. Sie ist von einer gewöhnlichen Amoebe nicht zu unterscheiden.

artige Fortsätze ausstrecken, sich ernähren und bewegen; nach erfolgter Befruchtung geht aus ihnen durch wiederholte Theilung unmittelbar wieder der vielzellige Organismus hervor.

Es ist also gewiss keine gewagte Hypothese, sondern eine ganz nüchterne Schlussfolgerung, wenn wir gerade die Amoebe als

denjenigen einzelligen Organismus betrachten, welcher uns eine ungefähre Vorstellung von der alten gemeinsamen einzelligen Stammform aller Metazoen oder vielzelligen Thiere giebt. Die nackte einfache Amoebe besitzt einen indifferenteren und ursprünglicheren Charakter als alle anderen Zellen. Dazu kommt noch der Umstand, dass auch im erwachsenen Körper der vielzelligen Thiere durch neuere Untersuchungen überall solche amoebenartige Zellen nachgewiesen worden sind. Sie finden sich z. B. im Blute des Menschen neben den rothen Blutzellen als sogenannte farblose Blutzellen; ebenso bei allen anderen Wirbelthieren. Auch bei vielen Wirbellosen kommen sie vor, z. B. im Blute der Schnecken; und hier habe ich schon 1859 nachgewiesen, dass auch diese farblosen Blutzellen, ganz gleich den selbstständigen Amoeben, geformte feste Körperchen aufnehmen, also fressen können (Phagocyten, Fig. 18). Neuerdings hat man die Erfahrung gemacht, dass viele verschiedene Zellen, wenn sie nur Raum haben, im Stande sind, dieselben Bewegungen auszuführen, umherzukriechen, zu fressen und sich durchaus wie Amoeben zu verhalten (Fig. 11). Auch hat sich herausgestellt, dass solche Wanderzellen oder Planocyten eine grosse Rolle in der Physiologie und Pathologie des Menschen spielen (als Transport-Mittel von Nahrung, ansteckenden Krankheitsstoffen, Bacterien u. s. w.).

Die Fähigkeit zu diesen charakteristischen amoebenartigen Bewegungen der nackten Zellen beruht auf der Contractilität (oder automatischen Beweglichkeit) des Protoplasma. Dieselbe scheint eine allgemeine Lebenseigenschaft aller jugendlichen Zellen zu sein. Wo dieselben nicht von einer festen Membran umschlossen oder in ein „Zellengefängniss“ eingesperrt sind, da können sie auch solche „amoeboide Bewegungen“ ausführen. Das gilt von den nackten Eizellen so gut wie von den anderen nackten Zellen, von den „Wanderzellen“ verschiedener Art im Bindegewebe, von Mesenchym-Zellen, Lymphzellen, Schleimzellen u. s. w.

Durch unsere Untersuchung der Eizelle und ihre Vergleichung mit der Amoebe haben wir sowohl für die Keimesgeschichte wie für die Stammesgeschichte des Menschen eine vollkommen sichere und höchst werthvolle Grundlage gewonnen. Wir sind dadurch zu der Ueberzeugung gelangt, dass das menschliche Ei eine ganz einfache Zelle ist, dass sich diese Eizelle von derjenigen der übrigen Säugethiere nicht wesentlich unterscheidet, und dass wir daraus auf eine uralte einzellige Stammform zurückschliessen dürfen, die einer Amoebe im Wesentlichen gleich gebildet war.

Die Behauptung, dass die ältesten Vorfahren des Menschengeschlechts solche einfache Zellen waren, und gleich der Amoebe ihr selbstständiges einzelliges Dasein führten, ist nicht allein als eine leere naturphilosophische Träumerei verspottet, sondern auch in theologischen Zeitschriften als „abscheulich, empörend und unsittlich“ mit Entrüstung zurückgewiesen worden. Wie ich aber schon 1870 in meinen Vorträgen „über die Entstehung und den Stammbaum des Menschengeschlechts“ bemerkt habe, muss dieselbe fromme Entrüstung dann mit gleichem Rechte auch die „abscheuliche, em-

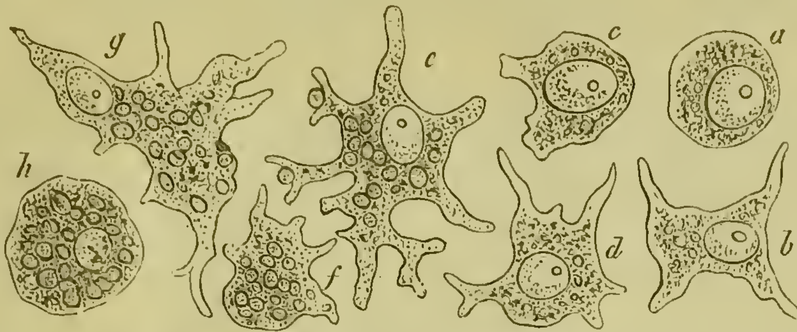


Fig. 18. **Fressende Blutzellen oder „Phagocyten“ einer nackten Seeschnecke (Thetis)** stark vergrössert. An den Blutzellen dieser Schnecke ist von mir zum ersten Male die wichtige Thatsache beobachtet worden, dass „die Blutzellen der wirbellosen Thiere hüllenlose Protoplasmaklumpen sind, und mittelst ihrer eigenthümlichen Bewegungen, wie die Amoeben, feste Stoffe in sich aufnehmen“, also „fressen“ können. Ich hatte (am 10. Mai 1859) in Neapel die Blutgefässe einer solchen Schnecke mit pulverisirtem und in Wasser fein zertheiltem Indigo injicirt und war nicht wenig erstaunt, nach einigen Stunden die Blutzellen selbst mit den feinen Indigo-Körnchen mehr oder weniger gefüllt zu finden. Bei wiederholten Injections-Versuchen gelang es mir, „die Aufnahme der Farbstofftheilchen selbst in das Innere der Blutzellen zu beobachten, welche ganz in der gleichen Weise wie bei den Amoeben erfolgt“. Das Nähere darüber habe ich in meiner Monographie der Radiolarien mitgetheilt (1862, S. 104. 105).

pörende und unsittliche“ Thatsache treffen, dass sich jedes menschliche Individuum aus einer einfachen Eizelle entwickelt, dass diese menschliche Eizelle nicht von derjenigen der übrigen Säugethiere zu unterscheiden und in ihrer frühesten Jugend einer nackten Amoebe gleich ist. Diese Thatsache können wir jeden Augenblick unter dem Mikroskope demonstriren, und es hilft Nichts, wenn man sich vor dieser „unsittlichen“ Thatsache die Augen zuhält. Sie bleibt ebenso unwiderleglich, wie die wichtigen Folgeschlüsse, welche wir daran geknüpft haben, und wie „die Wirbelthier-Natur des Menschen“ (XI. Vortrag).

Die ausserordentliche Bedeutung, welche die Zellentheorie für unsere gesammte Auffassung der organischen Natur gewonnen hat, zeigt sich hier in voller Klarheit. Die „Stellung des Menschen in der Natur“ wird elementar durch dieselbe erklärt. Ohne die Zellenlehre bleibt uns der Mensch ein unverständliches Räthsel.

Deshalb sollten die Philosophen, und insbesondere die Psychologen, vor Allem sich mit der Zellentheorie gründlich vertraut machen. Denn die Menschen-Seele wird nur durch die Zellen-Seele wahrhaft verstanden, und deren einfachste Form offenbart sich in der Amoebe. Nur Derjenige, der die einfachen Seelenthätigkeiten der einzelligen Urthiere und ihre stufenweise Entwickelung in der Reihe der niederen Thiere kennt, wird begreifen, wie sich daraus allmählig die verwickelten Seelen-Functionen der höheren Wirbelthiere, und an ihrer Spitze des Menschen, hervorbilden konnten. Die sogenannten „Psychologen von Fach", denen jene unentbehrliche zoologische Vorbildung fehlt, sind dazu nicht im Stande.

Die noch heute lebenden Amoeben und die verwandten einzelligen Organismen: Arcellen, Gregarinen u. s. w., sind für jene Folgeschlüsse deshalb von hohem Interesse, weil sie uns die einzelne Zelle in permanenter Selbstständigkeit vorführen, als autonome Zelle. Hingegen ist der Organismus des Menschen und der höheren Thiere nur in seinem frühesten Jugendzustande einzellig. Sobald aber die Eizelle befruchtet ist, vermehrt sie sich durch Theilung und bildet eine Gemeinde oder Colonie von vielen socialen Zellen, ein Coenobium. Diese sondern oder differenziren sich, und durch Arbeitstheilung der Zellen, durch verschiedenartige Ausbildung derselben entstehen dann die mannichfachen Gewebe, welche die verschiedenen Organe zusammensetzen. Der entwickelte vielzellige Organismus des Menschen und aller höheren Thiere und Pflanzen stellt dann ein Histon oder einen „Gewebe-Körper" dar, eine staatliche Gemeinschaft, die sich aus mannichfaltigen Gewebe-Zellen zusammensetzt. Die zahlreichen einzelnen Individuen dieses Histon können zwar sehr verschieden ausgebildet sein, waren aber doch ursprünglich nur ganz einfache Zellen von gleichartiger Beschaffenheit. (Vergl. über die Zusammensetzung der Zelle die zweite Tabelle, S. 152.)

Siebenter Vortrag.

Die Befruchtung.

„Wenn der Naturforscher dem Gebrauche der Geschichtsschreiber und Kanzelredner zu folgen liebte, ungeheure und in ihrer Art einzige Erscheinungen mit dem hohlen Gepränge schwerer und tönender Worte zu überziehen, so wäre hier der Ort dazu; denn wir sind an eines der grossen Mysterien der thierischen Natur getreten, welche die Stellung des Thieres gegenüber der ganzen übrigen Erscheinungswelt enthalten. Die Beziehungen des Mannes und des Weibes zur Eizelle zu erkennen, heisst fast so viel, als alle jene Mysterien lösen. Die Entstehung und Entwickelung der Eizelle im mütterlichen Körper, die Uebertragung körperlicher und geistiger Eigenthümlichkeiten des Vaters durch den Samen auf dieselbe berühren alle Fragen, welche der Menschengeist je über des Menschen Sein aufgeworfen hat.“

Rudolf Virchow (1848).

Wesen des Befruchtungs-Vorganges. Copulation der beiderlei Geschlechtszellen. Eindringen der männlichen Spermazelle. Empfängniss der weiblichen Eizelle. Verschmelzung der beiderlei Zellkerne. Neubildung der Stammzelle. Befruchtung und Vererbung. Befruchtung und Unsterblichkeit.

Inhalt des siebenten Vortrages.

Die Bedeutung der geschlechtlichen Zeugung. Wesen der Befruchtung: Verschmelzung der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Verschiedene Formen der Spermidien oder Spermazellen (gewöhnlich stecknadelförmige Geisselzellen). Theorie der Samenthierchen (Spermatozoa). Vererbung von beiden Eltern-Zellen. Die neugebildete Stammzelle oder Cytula. Ihr Zwitter-Charakter. Reifungsvorgänge der Eizelle: Auflösung des Keimbläschens und Ausstossung des Richtungskörpers. Eindringen einer Spermazelle in den Leib der Eizelle; Bewegung und Verschmelzung der beiden Vorkerne. Entstehung des Stammkerns (Archikaryon), des Trägers der Vererbung. Aeltere Theorien der Befruchtung. Bedeutung und gleiche Betheiligung der beiderlei Geschlechtszellen. Männliche Microsporen und weibliche Macrosporen. Ueberfruchtung oder Polyspermie der chloroformirten Eizelle. Bedeutung dieser Thatsachen für die Psychologie, die Theorie der Zellseele und der persönlichen Unsterblichkeit. Alles Persönliche und Individuelle ist vergänglich.

Litteratur:

Oscar Hertwig, 1875—1890. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrb. Bd. I, III, IV etc.*

Eduard Van Beneden, 1875—1887. *La maturation de l'oeuf et la fécondation des mammifères etc. (Archives de Biologie, Tom. I—IV etc.)*

Eduard Strasburger, 1876. *Ueber Zellbildung, Zelltheilung und Befruchtung (III. Aufl.* 1880).

Otto Bütschli, 1876. *Studien über die ersten Entwickelungs-Vorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien.*

Emil Selenka, 1878. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes.*

C. Kupffer *und* **B. Benecke**, 1878. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.*

A. Weismann, 1883—1889. *Ueber die Vererbung, die Bildung der Richtungskörper u. s. w*

A. Kölliker, 1885, 1886. *Das Karyoplasma und die Vererbung (in Zeitschr. für Wissensch. Zoologie, Bd.* 42, 44).

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1885—1890. *Experimentelle Studien am thierischen Ei. (Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII—XXIV etc.)*

Theodor Boveri, 1886—1890. *Zellen-Studien (Befruchtung, Richtungskörper u. s. w.).*

VII.

Meine Herren!

Die feste Grundlage aller Untersuchungen über Anthropogenie bildet die ontogenetische Erkenntniss, dass jeder Mensch im Beginne seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle ist. Aus dieser Thatsache durften wir nach unserem biogenetischen Grundgesetze den bedeutungsvollen phylogenetischen Schluss ziehen, dass auch die ältesten Vorfahren des Menschen-Geschlechts einfache einzellige Organismen waren; und unter diesen Protozoen konnten wir die indifferente Amoeben-Form als besonders wichtig bezeichnen (vergl. den VI. Vortrag). Die einstige Existenz solcher einzelligen Stammformen folgt unmittelbar aus den Erscheinungen, welche uns noch heute die befruchtete Eizelle in jedem Augenblick darbietet. Denn die Entwickelung des vielzelligen Organismus aus der letzteren, die Bildung der Keimblätter und der Gewebe erfolgt beim Menschen nach denselben Gesetzen, wie bei allen höheren Thieren. Es wird daher unsere nächste Aufgabe sein, die befruchtete Eizelle noch näher ins Auge zu fassen und den Process der Befruchtung, durch welchen dieselbe entsteht.

Der Vorgang der Befruchtung oder der geschlechtlichen Zeugung gehört zu jenen Erscheinungen, die man vorzugsweise mit dem mystischen Nebelschleier eines übernatürlichen Wunders zu umhüllen liebt. Wir werden aber gleich sehen, dass derselbe ein rein mechanischer Natur-Process ist und sich auf bekannte physiologische Functionen zurückführen lässt. Auch erfolgt die *Amphigonie* oder die geschlechtliche Zeugung beim Menschen genau in derselben Weise und mit Hülfe derselben Organe, wie bei allen übrigen Säugethieren. Die Paarung einer männlichen und einer weiblichen Person hat hier wie dort wesentlich den Zweck, die befruchtende Masse des männlichen Samens oder Sperma in den weiblichen Körper einzuführen, in dessen Geschlechts-Canälen

sie mit dem austretenden Ei zusammentrifft. Hier erfolgt durch deren Vermischung die Befruchtung.

Zunächst ist nun hier zu bemerken, dass dieser wichtige Vorgang keineswegs so allgemein in der Thier- und Pflanzenwelt verbreitet ist, wie man gewöhnlich annimmt. Vielmehr giebt es eine sehr grosse Anzahl von niederen Organismen, die sich immer nur ungeschlechtlich vermehren, z. B. die Amoeben, Gregarinen, Foraminiferen, Radiolarien, Myxomyceten u. s. w. Bei diesen findet keinerlei Art von Befruchtung statt; die Vermehrung der Individuen und die Erhaltung der Art beruht bei ihnen bloss auf der ungeschlechtlichen Zeugung, die bald als Theilung, bald als Knospenbildung, bald als Sporenbildung auftritt. Die Copulation von zwei verwachsenden Zellen, welche hier oft die Vermehrung einleitet, kann erst dann als sexueller Act betrachtet werden, wenn die beiden copulirenden Plastiden von ungleicher Grösse oder Structur sind (Microsporen und Macrosporen). Hingegen ist bei allen höheren Organismen, sowohl Thieren als Pflanzen, die geschlechtliche Fortpflanzung die allgemeine Regel, und die ungeschlechtliche Vermehrung der Personen kommt daneben entweder gar nicht oder nur selten vor. Insbesondere findet sich bei den Wirbelthieren niemals „Jungfrauenzeugung oder *Parthenogenesis*“. Das muss gegenüber dem berühmten Dogma von der „unbefleckten Empfängniss“ ausdrücklich hervorgehoben werden. So wenig beim Menschen, als bei irgend einem anderen Wirbelthiere ist jemals solche „unbefleckte Empfängniss“ wirklich beobachtet worden [48]).

Die geschlechtliche oder sexuelle Fortpflanzung bietet bei den verschiedenen Klassen der Thiere und Pflanzen ungemein mannichfaltige und interessante Verhältnisse dar, namentlich mit Rücksicht auf die Vermittelung der Befruchtung, die Uebertragung des männlichen Sperma auf das weibliche Ei. Diese Verhältnisse sind nicht allein für die Fortpflanzung selbst, sondern zugleich für die Entstehung der organischen Körperformen, und namentlich der Unterschiede beider Geschlechter, von der grössten Bedeutung. Insbesondere treten hierbei Thiere und Pflanzen in die merkwürdigste Wechselwirkung. Die ausgezeichneten Untersuchungen von Charles Darwin und Hermann Müller „über die Befruchtung der Blumen durch Insecten“ haben uns darüber die interessantesten Nachweise geliefert [49]). In Folge dieser Wechselwirkung entsteht ein sehr verwickelter anatomischer Geschlechts-Apparat. Ebenso haben sich auch beim Menschen und den höheren Thieren verwickelte Einrichtungen ausgebildet, welche theils die Ableitung der beiderlei

Geschlechts-Producte, theils deren Vereinigung, die Begattung betreffen. So interessant diese Erscheinungen an sich sind, so können wir doch hier nicht darauf eingehen, weil sie für das Wesen des eigentlichen Befruchtungs-Processes nur eine untergeordnete oder gar keine Bedeutung haben. Hingegen müssen wir um so schärfer die Natur dieses Processes selbst, die Bedeutung der geschlechtlichen Zeugung, ins Auge fassen.

Bei jedem Befruchtungs-Vorgange kommen, wie schon bemerkt, zwei verschiedene Zellen-Arten in Betracht, eine weibliche und eine männliche Zelle. Die weibliche Zelle wird bei den Thieren allgemein als Ei oder Eizelle (*Ovulum*) bezeichnet, die männliche als Spermazelle oder Samenzelle (*Zoospermium, Spermatozoon*). Die weibliche Eizelle, deren Form und Zusammensetzung wir bereits genau betrachtet haben, ist bei allen Thieren ursprünglich von derselben einfachen Beschaffenheit. Sie ist anfänglich weiter Nichts als eine kugelige nackte Zelle, aus Protoplasma und Zellkern bestehend (Fig. 12, S. 116). Wenn diese Zelle frei liegt, so dass sie sich bewegen kann, führt sie häufig langsame, amoebenartige Bewegungen aus, wie wir es am Ei der Schwämme gesehen haben (Fig. 16, S. 125). Meistens aber wird sie später in besondere, sehr verschieden gebildete und oft sehr zusammengesetzte Hüllen und Schalen eingeschlossen. Die reife Eizelle gehört im Ganzen zu den grössten Zellen, die es überhaupt giebt. Sie erreicht colossale Dimensionen, wenn grosse Mengen von Nahrungsdotter darin aufgenommen werden, wie es bei den Vögeln, Reptilien und vielen Fischen der Fall ist. Bei der grossen Mehrzahl der Thiere ist die reife Eizelle viel grösser als alle übrigen Zellen.

Die andere Zelle, welche bei der Befruchtung in Betracht kommt, die männliche Spermazelle, gehört umgekehrt zu den kleinsten Zellen des Thierkörpers. Die Befruchtung geschieht in der Regel dadurch, dass entweder innerhalb des weiblichen Körpers oder ausserhalb desselben eine von dem männlichen Individuum abgesonderte, schleimige Flüssigkeit mit der Eizelle in Berührung gebracht wird. Diese Flüssigkeit heisst Sperma oder männlicher Samen. Das Sperma ist gleich dem Speichel und dem Blute keine einfache Flüssigkeit, sondern ein dichter Haufen von äusserst zahlreichen Zellen, die in einer verhältnissmässig geringen Quantität von Flüssigkeit umherschwimmen. Nicht diese Flüssigkeit selbst, sondern die darin schwimmenden Zellen bewirken die Befruchtung. Diese Sperma-Zellen haben bei der grossen Mehrzahl der Thiere zwei besondere Eigenthümlichkeiten. Erstens sind sie

ausserordentlich klein, gewöhnlich die kleinsten Zellen des Organismus, und zweitens besitzen sie meistens eine eigenthümliche lebhafte Bewegung, die man als Samenfäden-Bewegung bezeichnet. Im Zusammenhange mit dieser Bewegung steht die Form der Zellen. Bei den meisten Thieren, wie auch bei vielen niederen Pflanzen (nicht aber bei den höheren) besteht jede dieser Zellen aus einem sehr kleinen nackten Zellenkörper, der einen länglichen Kern umschliesst, und einem langen schwingenden Faden, der sich an den Körper anschliesst (Fig. 19). Es hat sehr lange gedauert, ehe man

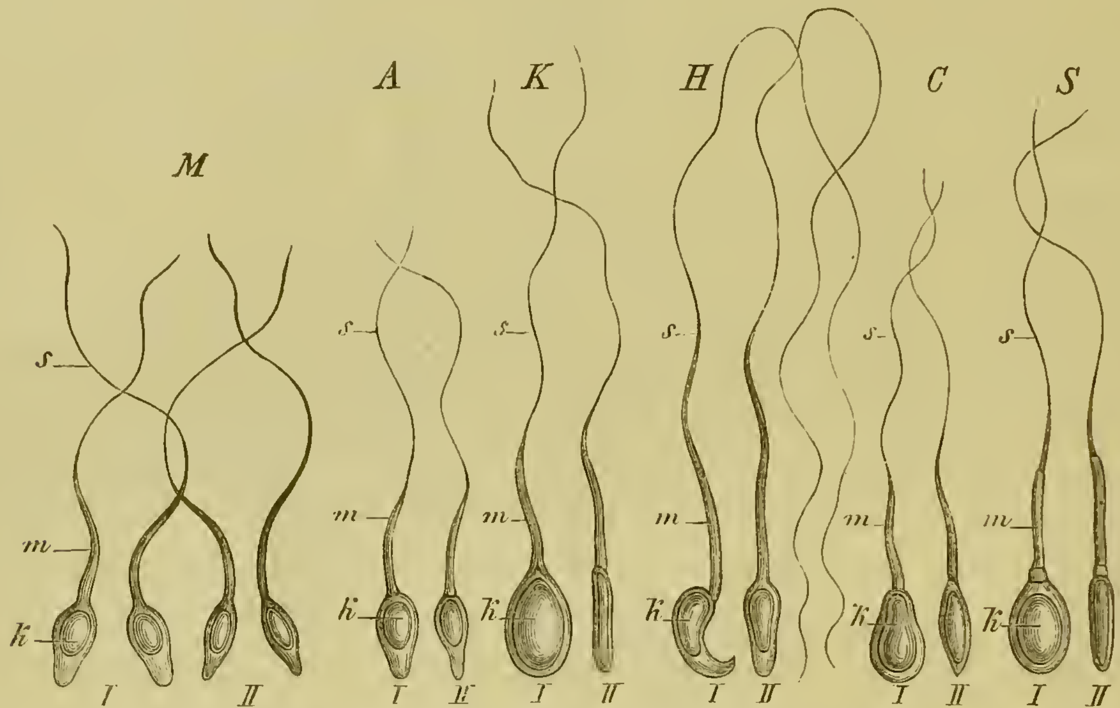


Fig. 19. **Samenzellen oder Spermidien aus dem männlichen Samen verschiedener Säugethiere.** Der birnförmige plattgedrückte Kern-Theil der Samenzelle (der sogenannte „Kopf des Samenthierchens") ist in *I* von der breiten, in *II* von der schmalen Seite gesehen. *k* Kern der Spermazellen. *m* Mittelstück derselben (Protoplasma). *s* Beweglicher, schwanzförmiger Anhang (Geissel). *M* Vier Spermazellen vom Menschen. *A* Zwei Spermazellen vom Affen; *K* vom Kaninchen; *H* von der Hausmaus; *C* vom Hund; *S* vom Schwein.

erkannte, dass diese Gebilde einfache Zellen sind. Früher hielt man sie allgemein für besondere Thiere und nannte sie „Samenthiere" (*Spermatozoa*) (vergl. oben S. 30). Erst durch eingehende vergleichende Untersuchungen haben wir die sichere Ueberzeugung gewonnen, dass in der That jedes dieser sogenannten Samenthierchen eine einfache Zelle ist. Daher heissen sie am besten einfach Samenzellen, Spermazellen oder Samenfäden (*Spermidia*). Beim Menschen haben sie dieselbe Form wie bei vielen anderen Wirbelthieren und wie bei der Mehrzahl der wirbellosen Thiere. Indessen besitzen bei manchen niederen Thieren die Samenzellen eine ganz andere Form. So sind sie z. B. beim Flusskrebs grosse runde Zellen, die sich nicht bewegen, versehen mit besonderen borsten-

förmigen starren Fortsätzen (Fig. 20 *f*). Ebenso haben dieselben bei einigen Würmern eine ganz abweichende Gestalt, z. B. bei den Fadenwürmern; bisweilen sind sie hier amoebenartig und gleichen sehr kleinen Eizellen (Fig. 20 *c—e*). Aber bei den meisten niederen Thieren, z. B. bei den Schwämmen und Polypen, haben sie dieselbe „stecknadelförmige Gestalt" wie beim Menschen und den übrigen Säugethieren (Fig. 20 *a, h*).

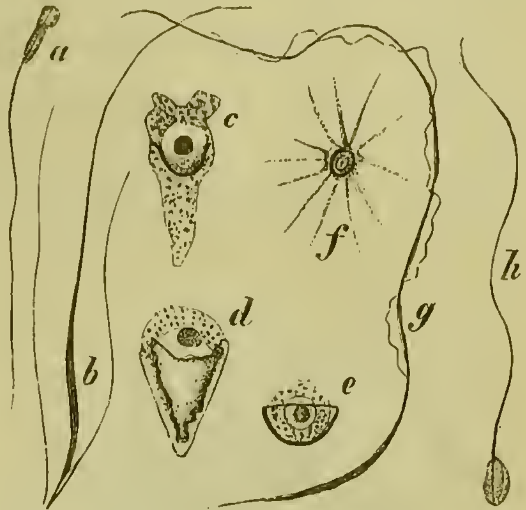


Fig. 20. **Samenzellen oder Spermidien verschiedener Thiere.** (Nach Lang.) *a* Von einem Fisch, *b* von einer Turbellarie (mit zwei Nebengeisseln), *c — e* von einem Nematoden (amoeboide Spermazellen), *f* vom Flusskrebs (sternförmig), *g* vom Salamander (mit undulirender Membran), *h* von einem Ringelwurm (*a* und *h* die gewöhnliche „Stecknadel-Form")

Nachdem der holländische Naturforscher Leeuwenhoek im Jahre 1690 zuerst diese fadenförmigen, lebhaft sich bewegenden Körperchen im männlichen Samen entdeckt hatte, glaubte man allgemein, dass dieselben besondere, selbstständige, kleine Thierchen, gleich den Infusionsthierchen seien, und nannte sie eben deshalb geradezu „Samenthierchen". Wir haben schon früher erwähnt, dass dieselben in der damals aufgestellten falschen Präformations-Theorie eine grosse Rolle spielten, weil man glaubte, dass der ganze entwickelte Organismus mit allen seinen Theilen, nur sehr klein und noch unentfaltet, in jedem Samenthierchen vorgebildet existire (vergl. oben S. 31). Die letzteren brauchten nur in den fruchtbaren Boden der weiblichen Eizelle einzudringen, damit sich der präformirte menschliche Körper entfalten und mit allen seinen Theilen wachsen könne. Diese grundfalsche Ansicht ist jetzt vollständig widerlegt; wir wissen durch die genauesten Untersuchungen, dass die beweglichen Samenkörperchen weiter nichts als einfache echte Zellen sind, und zwar Zellen von derjenigen Art, die man Geisselzellen nennt. In den früheren Darstellungen hat man an jedem angeblichen „Samenthierchen" einen Kopf, Rumpf und Schwanz unterschieden. Der sogenannte „Kopf" (Fig. 19 *k*) ist weiter nichts als der länglich runde oder eirunde Zellenkern, der Körper oder das Mittelstück (*m*) eine Anhäufung von Zellsubstanz und der Schwanz (*s*) eine fadenförmige Verlängerung derselben. Wir wissen ausserdem jetzt, dass diese Samenthierchen gar nicht einmal eine ganz besondere Zellenform darstellen; vielmehr kommen auch an vielen

anderen Stellen des Thierkörpers ganz ähnliche bewegliche Zellen, sogenannte Flimmerzellen, vor. Haben diese Zellen zahlreiche Fortsätze, so heissen sie Wimperzellen; hat hingegen jede Flimmerzelle nur einen langen, peitschenförmigen Fortsatz, so heisst sie Geisselzelle. Aehnliche Geisselzellen wie die Spermazellen sind z. B. die Darmzellen der Schwämme und der Nesselthiere.

Der Vorgang der Befruchtung bei der geschlechtlichen Zeugung beruht also im Wesentlichen darauf, dass zwei verschiedene Zellen zusammenkommen und mit einander verschmelzen oder verwachsen. Früher haben über diesen Act die wunderbarsten Ansichten geherrscht. Man hat darin immer etwas durchaus Mystisches finden wollen und hat die verschiedensten Hypothesen darüber aufgestellt. Erst die letzten zehn Jahre haben uns durch genauere Forschungen zu der Ueberzeugung geführt, dass der Vorgang der Befruchtung im Grunde sehr einfach ist und durchaus nichts besonders Geheimnissvolles an sich trägt. Er beruht im Wesentlichen nur darauf, dass eine männliche Samenzelle mit einer weiblichen Eizelle verschmilzt. Die lebhaft bewegliche Spermazelle sucht sich vermittelst ihrer schlängelnden Bewegungen den Weg zur weiblichen Eizelle und dringt vermittelst bohrender Bewegungen in ihren Körper ein (Fig. 21). Die Kerne der beiden Geschlechtszellen, durch gegenseitige „Wahlverwandtschaft" angezogen, nähern sich und verschmelzen mit einander.

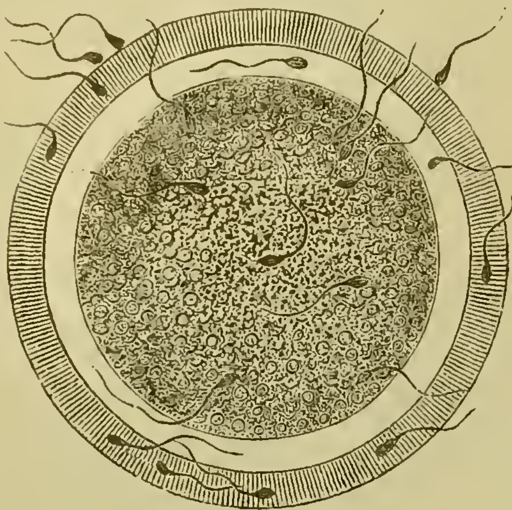


Fig. 21. **Die Befruchtung der Eizelle durch die Samenzelle** (von einem Säugethier). Eines von den vielen fadenförmigen, lebhaft beweglichen Spermidien dringt durch einen feinen Porencanal der Eihaut in die körnige Masse des Dotters hinein. Der verborgene Kern der Eizelle ist hier nicht sichtbar.

Hier wäre nun ein sehr geeigneter Ort für den Dichter, das wunderbare Geheimniss des Befruchtungs-Vorganges in glänzenden Farben zu schildern und die Kämpfe der lebendigen „Samenthierchen" zu beschreiben, die voll Begierde um die viel umworbene Eizelle herumtanzen, sich den Eingang durch die feinen Porencanäle des Ovolemma streitig machen und dann „mit Bewusstsein" in das Protoplasma der Dottermasse hineintauchen, wo sie in selbstloser Hingabe an ihr besseres Ich sich vollständig auflösen. Auch könnten hier die Liebhaber der Teleologie die besondere Weisheit des

Schöpfers bewundern, der in der Eihülle zahlreiche kleine Porencanäle angebracht hat, damit die „Samenthierchen“ durch sie hindurch treten können. Allein der kritische Naturforscher fasst diesen Vorgang, diese „Krone der Liebe“ sehr nüchtern als den Verwachsungs-Process zweier Zellen und die Verschmelzung ihrer Kernmassen auf. Die neue, so entstandene Zelle ist das einfache Copulations-Product der beiden verschmolzenen Geschlechtszellen.

Die befruchtete Eizelle ist demnach ein ganz anderes Wesen als die unbefruchtete Eizelle. Denn da wir die Samenfäden oder Spermidien so gut wie die Eizelle als echte Zellen auffassen, und da die Befruchtung wesentlich in der Verschmelzung der ersteren mit der letzteren besteht, so ist die daraus entstehende Zelle als ein ganz neuer, selbstständiger Organismus zu betrachten. Sie enthält in der Zellsubstanz und der Kernsubstanz der eingetretenen Spermazelle einen Theil des väterlichen, männlichen Körpers, hingegen in dem damit vermischten Protoplasma und Karyoplasma der ursprünglichen Eizelle einen Theil des mütterlichen, weiblichen Körpers. Das geht eben unzweifelhaft daraus hervor, dass das Kind viele Eigenschaften von beiden Eltern erbt. Die Vererbung vom Vater wird durch die Spermazelle, die Vererbung von der Mutter durch die Eizelle vermittelt. Aus der wirklichen Vermischung oder Verwachsung beider Zellen entsteht erst die neue Zelle, welche die Grundlage des Kindes, des neu erzeugten Organismus liefert. Mit Beziehung auf diese sexuelle Mischung kann man auch sagen, dass die Stammzelle ein einfachster Hermaphrodit oder Zwitter ist; sie vereinigt in sich beiderlei Geschlechts-Substanzen.

Um ein richtiges und klares Verständniss der Befruchtung zu gewinnen, halte ich es für unerlässlich, dieses einfache, aber höchst wichtige und oft nicht genügend gewürdigte Verhältniss als grundlegend zu betonen. Ich bezeichne demnach die neue Zelle, aus der eigentlich das Kind hervorgeht und welche gewöhnlich schlechtweg „die befruchtete Eizelle“ oder „die erste Furchungskugel“ genannt wird, mit einem besonderen Namen: als Stammzelle (*Cytula* oder *Archicytos*), ihre Zellsubstanz als Stammplasma (*Archiplasma* oder *Cytuloplasma*) und ihren Kern als Stammkern (*Archikaryon* oder *Cytulokaryon*). Der Name „Stammzelle“ scheint mir deshalb der einfachste und passendste, weil alle übrigen Zellen des Organismus von ihr abstammen und weil sie im eigentlichsten Sinne der Stammvater und zugleich die Stammmutter aller der zahllosen Zellen-Generationen ist, aus denen sich später der

vielzellige Organismus zusammensetzt. Die höchst zusammengesetzte moleculare Bewegung des Protoplasma, welche wir mit einem Wort „Leben" nennen, ist natürlich in dieser Stammzelle etwas ganz Anderes, als in den beiden verschiedenen Eltern-Zellen, aus deren Verschmelzung sie entstanden ist. Das Leben der Stammzelle oder Cytula ist das Product oder die Resultante aus der väterlichen Lebensbewegung, welche durch die Spermazelle, und aus der mütterlichen Lebensbewegung, welche durch die Eizelle übertragen wurde. Nach dem Satze vom Parallelogramm der Kräfte kann man sagen, dass die potentielle Energie oder die Spannkraft der Stammzelle die Diagonale des Parallelogramms ist, dessen beide Seiten durch die Spannkräfte der väterlichen Spermazelle und der mütterlichen Eizelle ausgedrückt werden. Die vereinigten Spannkräfte der letzteren, die Vererbungs-Potenzen, werden in lebendige Kräfte umgesetzt, sobald nach ihrer Verschmelzung die individuelle Entwickelung der Stammzelle beginnt.

Die vortrefflichen Beobachtungen der neueren Zeit haben übereinstimmend gezeigt, dass die individuelle Entwickelung des Menschen ebenso wie der übrigen Thiere mit der Bildung einer solchen einfachen „Stammzelle" beginnt, und dass diese bei der weiteren Entwickelung zunächst durch wiederholte Theilung (oder „Furchung") in einen Haufen von Zellen zerfällt, die sogenannten Furchungskugeln oder Furchungszellen (*Segmentella* oder *Blastomera*). Dagegen bestanden bis zum Jahre 1875 die lebhaftesten Streitigkeiten darüber, wie eigentlich die Stammzelle entsteht, und wie sich bei ihrer Bildung und im Befruchtungs-Acte selbst Eizelle und Spermazelle zu einander verhalten. Früher nahm man gewöhnlich an, dass der ursprüngliche Kern der Eizelle, das sogenannte Keimbläschen, bei der Befruchtung unverändert erhalten bleibe und und unmittelbar in den Stammkern (den „Kern der ersten Furchungskugel") übergehe. Dagegen gelangten die meisten neueren Beobachter zu der Ueberzeugung, dass das Keimbläschen früher oder später zu Grunde gehe, und dass der Stammkern neu sich bilde. Aber auch darüber, wann und wie sich dieser neue Kern der Stammzelle bilde, gingen die Ansichten noch sehr auseinander. Die Einen nahmen an, dass das Keimbläschen vor der Befruchtung, die anderen, dass es nach derselben verschwinde. Einige behaupteten, dass es aus der Eizelle ausgestossen werde, Andere, dass es sich im Dotter derselben auflöse. Die Einen waren der Ansicht, dass es vollständig, die Anderen, dass es nur theilweise zu Grunde gehe.

Die zahlreichen, bezüglich dieser höchst wichtigen Vorgänge herrschenden Widersprüche und Unklarheiten sind heute glücklich beseitigt; ihre Auflösung begann im Jahre 1875, als fast gleichzeitig eine Anzahl von höchst sorgfältigen mikroskopischen Untersuchungen darüber veröffentlicht wurden, insbesondere von Oscar Hertwig und Eduard Strasburger (beide damals in Jena), von Eduard Van Beneden, O. Bütschli u. A. Durch diese und zahlreiche nachfolgende Beobachter wurden wir allmählich zu einer erfreulichen Uebereinstimmung in der wesentlichen Auffassung der Befruchtung geführt und zu der Ueberzeugung, dass dieselbe überall, im Thierreiche wie im Pflanzenreiche, auf denselben physiologischen Vorgängen beruht. Besonders klar lässt sich dieselbe erkennen an den Eiern der Sternthiere oder Echinodermen (Seesterne, Seeigel, Seegurken u. s. w.); an diesen wurden auch die bahnbrechenden Untersuchungen der Gebrüder Oscar und Richard Hertwig angestellt. Die wesentlichsten Ergebnisse derselben können kurz folgendermaassen zusammengefasst werden.

Der Befruchtung selbst gehen gewisse Veränderungen voraus, welche für deren Zustandekommen sehr wesentlich und in der Regel unerlässlich sind. Man fasst dieselben zusammen unter dem Begriffe der Reifungs-Vorgänge oder „Reife-Erscheinungen des Eies“. Dabei geht der ursprüngliche Kern der Eizelle, das „Keimbläschen“ (S. 117) zu Grunde; ein Theil desselben wird ausgestossen, ein anderer Theil in der Zellsubstanz aufgelöst; nur ein ganz kleiner Theil davon bleibt zurück und bildet die Grundlage für einen neuen Kern, den „weiblichen Vorkern“ (*Pronucleus femininus*). Dieser allein ist es, der bei der Befruchtung mit dem entgegenkommenden Kern der befruchtenden Spermazelle, dem „männlichen Vorkern“ (*Pronucleus masculinus*) verschmilzt.

Die Reifung der Eizelle beginnt zunächst mit einer Rückbildung des Keimbläschens oder des ursprünglichen Eizellenkerns (Fig. 22). Wir hatten gesehen, dass derselbe bei den meisten unreifen Eiern eine grosse, helle, kugelige Blase darstellt; dieses „Keimbläschen“ umschliesst einen zähflüssigen Kernsaft (*Karyolymphe*); das feste Kerngerüste (*Karyobasis*) setzt sich zusammen aus der umhüllenden Kern-Membran und einem Netzwerke von Kernfäden, welche den mit Kernsaft gefüllten Hohlraum durchsetzen; in einem Knotenpunkte des Netzwerks ist der dunkle, stark lichtbrechende Kernkörper oder Nucleolus eingeschlossen. Bei der eintretenden Reifung der Eizelle wird nun der weitaus grösste Theil des Keimbläschens in der Zelle aufgelöst: die Kern-Membran und

das Faden-Netz verschwinden; der Kernsaft vertheilt sich im Protoplasma; ein kleiner Theil der Kernbasis wird ausgestossen; ein anderer kleiner Theil bleibt zurück und verwandelt sich in den secundären Eikern oder den „weiblichen Vorkern“ (Fig. 23 *ek*).

Der kleine Theil der Kernbasis, welcher aus der reifenden Eizelle ausgestossen wird, ist unter dem Namen der „Richtungs-Körper oder Polzellen“ bekannt; über ihre Entstehung und Bedeutung ist sehr viel gestritten worden, ohne dass man darüber zu

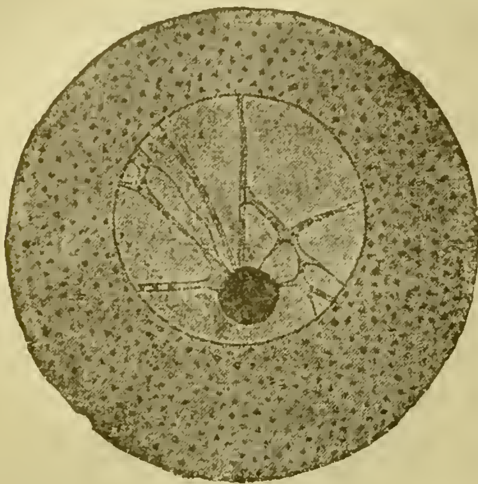


Fig. 22.

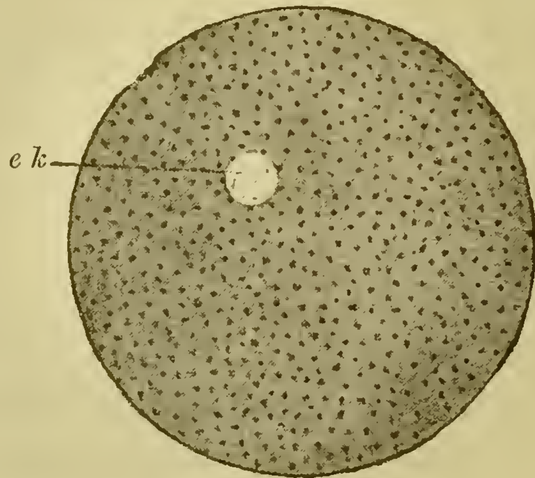


Fig. 23.

Fig. 22. **Ein unreifes Sternthier-Ei** (Echinodermen-Ei), mit Kerngerüst und dunklem Nucleolus in dem grossen kugelförmigen Keimbläschen. Nach Hertwig.

Fig. 23. **Ein reifes Sternthier-Ei** (Echinodermen-Ei), mit einem kleinen homogenen Eikern, *e k*. Nach Hertwig.

voller Klarheit gelangt ist. Gewöhnlich erscheinen dieselben als zwei kleine runde Körner, von derselben Grösse und Beschaffenheit, wie der zurückbleibende Vorkern. Die beiden Richtnngskörper entstehen nach einander durch Abschnürung oder Abspaltung von demjenigen Theile der Kernbasis (wahrscheinlich meistens des Keimfleckes), welcher auch den weiblichen Vorkern liefert. Man kann daher diesen Spaltungs-Process, an welchem auch der umgebende Theil des Protoplasma betheiligt ist, als eine zweimal wiederholte Zelltheilung, oder richtiger Zell-Knospung, auffassen; denn die beiden Stücke, in welche jedesmal die reifende Eizelle zerfällt, sind von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit. Die beiden kleinen Richtungskörper oder Polzellen sind abgelöste Zellknospen; ihre Abspaltung von der grossen Mutter-Zelle geschieht unter denselben Erscheinungen, wie bei der gewöhnlichen „indirecten Zelltheilung“, mit Bildung von Kernspindel, Plasma-Sternen, Polstrahlung, Halbirung der Kernspindel, Mitose u. s. w. Die Richtungskörper sind daher wahrscheinlich als „Abortiv-

Eier" aufzufassen, oder als „rudimentäre Eier", die in ähnlicher Weise durch Spaltung aus einem einfachen „Ur-Ei" hervorgehen, wie bei der Spermatogenese viele Samenzellen aus einem Spermatoblasten oder einer „Samen-Mutterzelle" entstehen. Da die beiden Polzellen ausgestossen werden und ausserhalb zu Grunde gehen, ohne irgend eine Bedeutung weiter für das reifende Ei zu besitzen, wollen wir nicht weiter auf dieselben eingehen.

Um so wichtiger ist dagegen der „weibliche Vorkern" (*Pronucleus femininus*), der nach Ausstossung der Polzellen und Auflösung des Keimbläschens noch allein übrig bleibt (Fig. 23 *ek*). Dieses kleine runde Chromatin-Körperchen ist es, welches nun innerhalb der grossen reifen Eizelle als Anziehungspunkt auf das eindringende männliche Samenkörperchen wirkt, und mit dessen „Kopfe", dem männlichen Vorkern (*Pronucleus masculinus*) verschmilzt. Das Product dieser Verschmelzung, die den wichtigsten Theil des Befruchtungs-Actes bildet, ist der Stammkern oder der erste Furchungskern (*Archikaryon*), d. h. der Kern der neu gebildeten kindlichen Stammzelle oder der „ersten Furchungszelle" (*Archicytos* oder *Cytula*). Dieser „Stammkern" ist der Ausgangspunkt der folgenden Keimungs-Processe.

Um die Einzelheiten dieses bedeutungsvollen Befruchtungs-Vorgangs zu verfolgen, sind nach Hertwig's Entdeckung ganz vorzüglich die kleinen durchsichtigen Sternthier-Eier geeignet. Man kann hier sehr leicht und erfolgreich die künstliche Befruchtung ausführen und innerhalb zehn Minuten die Entstehung der Stammzelle Schritt für Schritt verfolgen. Wenn man reife Eier von Seesternen oder Seeigeln in ein Uhrgläschen mit Seewasser bringt und dann ein Tröpfchen reifer Samenflüssigkeit zusetzt, so erfolgt die Befruchtung jedes Eies schon innerhalb fünf Minuten. Tausende der feinen, lebhaft beweglichen Geisselzellen, die wir als „Samenfäden" beschrieben haben (Fig. 19), stürzen auf die Eier zu, angezogen durch eine chemische Sinnesfunction, die man als „Geruch" bezeichnen kann. Aber nur ein einziges von diesen zahlreichen berufenen „Samenthierchen" ist das auserwählte, dasjenige, welches sich zuerst mittelst der peitschenförmigen Bewegungen seines Schwanzes der Eizelle genähert hat und sie mit dem Kopfe berührt. An der Stelle, wo die Spitze seines Kopfes die Oberfläche des Eies berührt, erhebt sich das Protoplasma des letzteren in Form einer kleinen Warze, des „Empfängnisshügels" (Fig. 24 *A*). In diesen bohrt sich nun der Samenfaden mit seinem Kopfe ein, wobei der aussen befindliche Schwanz pendelnde Bewegungen ausführt

(Fig. 24 *B*, *C*). Bald verschwindet auch der Schwanz im Innern der Eizelle. Gleichzeitig scheidet letztere, vom Empfängnisshügel ausgehend, eine äussere, dünne Dotterhaut ab (Fig. 24 *C*); durch diese wird das Eindringen weiterer Samenfäden verhindert.

Im Innern der reifen Eizelle vollzieht sich nun rasch eine Reihe von sehr wichtigen Veränderungen. Der birnförmige Kern der eingedrungenen Spermazelle oder der sogenannte „Kopf des Samenthierchens" wird grösser und rundlicher und verwandelt sich in den



Fig. 24. Befruchtung eines Seestern-Eies. (Nach Hertwig.) Nur ein kleiner Theil der Ei-Oberfläche ist gezeichnet. Einer von den zahlreichen Samenfäden nähert sich dem „Empfängnisshügel" (*A*), berührt denselben (*B*) und dringt dann in das Protoplasma der Eizelle ein (*C*).

Spermakern oder männlichen Vorkern (Fig. 25 *sk*). Dieser wirkt anziehend auf die feinen Körnchen oder Microsomen, die im Protoplasma der Eizelle vertheilt sind; dieselben ordnen sich in Strahlen und bilden eine Sternfigur (*Cytulaster*). Noch stärker aber wirkt die Anziehungskraft oder „Wahlverwandtschaft" zwischen den beiden Kernen; beide wandern innerhalb des Dotters mit wachsender Geschwindigkeit einander entgegen, und zwar der männliche Spermakern (Fig. 26 *sk*) rascher als der weibliche Eikern (*ek*). Dabei nimmt der kleinere Spermakern den Strahlen-Mantel mit, welcher ihn in Form der „Sternfigur" umgiebt. Endlich berühren sich die beiden Geschlechts-Kerne (gewöhnlich in der Mitte der kugeligen Eizelle), lagern sich fest aneinander, platten sich an den Berührungsflächen ab und verschmelzen hier zu einer einzigen Masse. Die kleine centrale Nuclein-Kugel, welche diese vereinigte Kernmasse bildet, ist der Stammkern oder der „erste Furchungskern" (*Archikaryon* oder *Cytulokaryon*); die neugebildete Zelle, das Product der Befruchtung, ist unsere Stammzelle, die sog. „erste Furchungskugel" (*Cytula* oder *Archicytos*, Fig. 27).

Das einzig Wesentliche beim Vorgange der geschlechtlichen Zeugung und der Befruchtung ist also die Bildung einer neuen Zelle, der Stammzelle. Diese Cytula ist in allen Fällen das Verschmelzungs-Product von zwei ursprünglich verschiedenen Zellen, der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Unzweifelhaft besitzt dieser Vorgang die höchste Bedeutung und muss unser

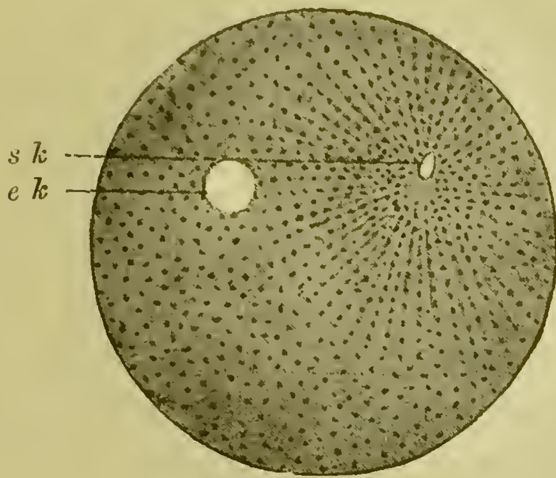


Fig. 25.

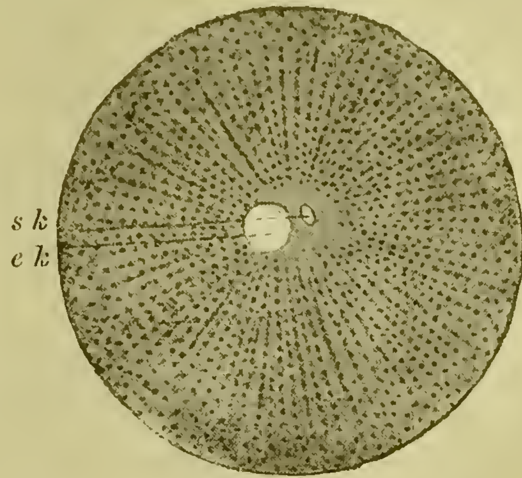


Fig. 26.

Befruchtung des Seeigel-Eies (nach Hertwig). In Fig. 25 rückt der kleine Spermakern (*sk*) dem grösseren Eikern (*ek*) entgegen; in Fig. 26 sind beide schon bis fast zur Berührung genähert und von dem Strahlen-Mantel des Protoplasma eingehüllt.

grösstes Interesse in Anspruch nehmen; denn Alles, was später bei der Entwickelung dieser ersten Keimzelle und im Leben des daraus hervorgehenden Organismus geschieht, ist ursprünglich bedingt durch die chemische und morphologische Zusammensetzung der Stammzelle, ihres Kernes und ihres Leibes. Wir müssen daher der Entstehung und Bildung der Stammzelle unsere ganz besondere Aufmerksamkeit zuwenden.

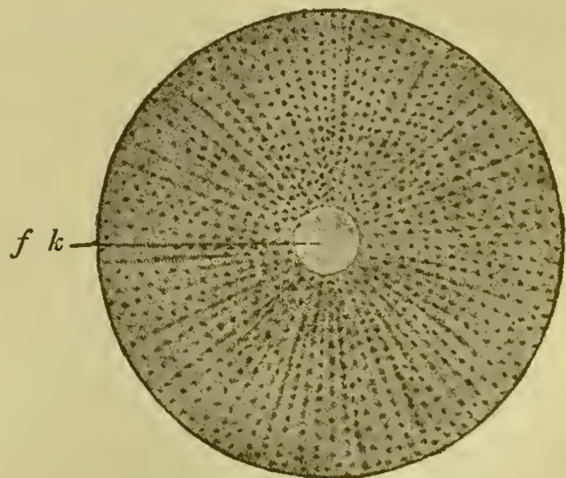


Fig. 27. **Stammzelle oder Cytula eines Seeigels** („erste Furchungszelle“ oder befruchtete Eizelle). Nach Hertwig. Im Centrum der kugeligen Zelle liegt der kleine kugelige Stammkern oder Furchungskern (*fk*).

Die erste Frage, die uns hier entgegentritt, ist, wie sich die beiderlei verschiedenen activen Zellbestandtheile, Kern und Protoplasma, bei dem Verschmelzungs-Processe eigentlich verhalten? Offenbar spielt der Nucleus dabei die Hauptrolle, und Hertwig fasst daher seine Befruchtungs-Theorie in dem Satze zusammen: „Die Befruchtung beruht auf der Copulation zweier

Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen." Da nun mit dem Processe der Fortpflanzung die Erscheinung der Vererbung untrennbar verknüpft ist, kann man daraus auch noch weiter folgern, dass jene beiden copulirenden Zellkerne „die Träger für die Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden". In diesem Sinne hatte ich schon 1866 (im IX. Capitel meiner „Generellen Morphologie") dem reproductiven Zellkern die Function der Fortpflanzung und Vererbung, dem nutritiven Protoplasma hingegen die Rolle der Ernährung und Anpassung zugeschrieben. Da nun bei der Befruchtung thatsächlich eine völlige Verschmelzung der beiden sich gegenseitig anziehenden Kernsubstanzen stattfindet, und da der so entstehende neue Kern (der Stammkern) thatsächlich den ersten Ausgangspunkt für die ganze Entwickelung des neu erzeugten Individuums bildet, so lässt sich daran weiter der Schluss knüpfen, dass der männliche Spermakern ebenso die Eigenschaften des Vaters, wie der weibliche Eikern die Eigenschaften der Mutter erblich auf das Kind überträgt. Indessen ist dabei nicht zu vergessen, dass ausserdem beim Befruchtungs-Processe auch die Protoplasma-Leiber der beiderlei copulirenden Zellen mit einander verschmelzen; der Zellenleib des eingedrungenen Samenfadens (Rumpf und Schwanz der männlichen Geisselzelle) löst sich im Dotter der weiblichen Eizelle auf. Wenn diese Verschmelzung auch nicht die hohe Bedeutung besitzt, wie jene der beiden Kerne, so ist sie doch nicht ausser Acht zu lassen; und wenn uns dieselbe auch noch nicht näher bekannt ist, so bedeutet doch schon die Bildung der Sternfigur (die strahlige Anordnung der Microsom-Ketten im Plasma) darauf hin (Fig. 25—27).

Auch die Wechselwirkung der beiderlei Zelltheile muss dabei erwogen werden. Die Bildung des Protoplasma-Sterns um den eingedrungenen Sperma-Kern, und später um den copulirten Stammkern erweckt zunächst die Vorstellung, dass dieser allein activ auf die Anordnung der Körner und Fäden im Protoplasma wirkt. Allein der reproductive Kern selbst verändert dabei seine Grösse, Gestalt und Consistenz, und wird seinerseits, schon durch die Bedingungen seiner Ernährung, von dem nutritiven Protoplasma beeinflusst. Wie innig die Wechsel-Beziehungen beider Theile sind, ergiebt sich ja schon aus den vorher betrachteten Reifungs-Erscheinungen des Eies, welche der Befruchtung vorausgehen, und aus den Vorgängen der Eifurchung, welche ihr nachfolgen. Hier

wie dort beobachten wir jene verwickelten Erscheinungen der Karyokinese und Mitose, welche auch überall bei der gewöhnlichen indirecten Zelltheilung wiederkehren, und welche uns auf die bedeutungsvolle innige Wechsel-Wirkung von Zellkern und Zellsubstanz hinweisen. Hat man doch sogar jene Erscheinungen auch als Karyolyse bezeichnet, als eine wirkliche „Auflösung des Nucleus im Protoplasma". Bis zu einem gewissen Grade kann diese zugegeben und dann für unsere Moneren-Theorie verwerthet werden, für die Annahme, dass die ältesten und einfachsten Organismen kernlose Plastiden waren, und dass aus diesen erst secundär die wirklich einzelligen Lebensformen durch Sonderung von Kern und Zellenleib entstanden. (Vergl. darüber den XIX. Vortrag.)

Die älteren Befruchtungs-Theorien irrten meistens insofern, als sie das grosse Ei allein für die wesentliche Grundlage des erzeugten kindlichen Organismus erklärten und dem kleinen Samenfaden nur die Rolle zuschrieben, dessen Entwickelung anzuregen und einzuleiten. Der Anstoss, den der letztere dem ersteren geben sollte, wurde bald mehr chemisch (als ein katalytischer Vorgang) aufgefasst, bald mehr physikalisch (nach dem Princip der übertragenen Bewegung), oder auch wohl ganz dualistisch (als ein völlig mystischer oder transcendenter Process). Dieser Irrthum erklärt sich theils aus der damaligen unvollkommenen Kenntniss der Befruchtungs-Thatsachen, theils aus der auffallend verschiedenen Grösse der beiderlei Geschlechts-Zellen. Die meisten früheren Beobachter nahmen an, dass der Samenfaden überhaupt nicht in das Ei eindringe. Aber selbst nachdem dies erwiesen war, glaubte man, dass er darin spurlos verschwinde. Erst die ausgezeichneten Untersuchungen der letzten 16 Jahre, mit den sehr vervollkommneten technischen Methoden der Neuzeit ausgeführt, haben jene irrthümlichen Auffassungen endgültig widerlegt. Es hat sich daraus ergeben, dass die kleine Spermazelle der grossen Eizelle nicht subordinirt, sondern coordinirt ist. Die Kerne beider Zellen, als die Träger der erblichen Eigenschaften beider Eltern, sind physiologisch von gleichem Werthe.

In einigen Fällen ist es sogar gelungen, zu zeigen, dass selbst die Menge der activen Kernsubstanz, welche bei der Copulation der beiden Geschlechtskerne verschmilzt, in beiden ursprünglich dieselbe ist. Eduard Van Beneden hat nachgewiesen, dass bei dem Ei des Pferde-Spulwurms (*Ascaris megalocephala*) die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne sich verspätet und erst dann abschliesst,

wenn bereits die dadurch gebildete Stammzelle sich zu theilen beginnt. Die charakteristische Kernspindel, welche dabei entsteht, und welche in die Kerne der beiden ersten Furchungs-Tochterzellen zerfällt, wird zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Spermakern gebildet; von den vier „Tochterschleifen" der Furchungsspindel sind zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft.

Diese morphologischen Thatsachen stehen in vollem Einklange mit der allbekannten physiologischen Erscheinung, dass jedes Kind Eigenschaften von beiden Eltern erbt, und dass durchschnittlich die letzteren dabei in gleichem Maasse betheiligt sind. Ich sage „durchschnittlich"; denn ebenso bekannt ist es, dass jedes Kind, als ganzes Individuum betrachtet, entweder mehr dem Vater oder mehr der Mutter gleicht; mit Bezug auf die primären Sexual-Charaktere (die Geschlechts-Drüsen) versteht sich das ja von selbst. Es wäre aber auch möglich, dass die Entscheidung über die letzteren — die wichtige Entscheidung, ob sich aus der befruchteten Eizelle ein Knabe oder ein Mädchen entwickelt — abhängig ist von einer geringen qualitativen oder quantitativen Differenz des Nucleins oder der chromatischen Kernsubstanz, welche von beiden Eltern im Befruchtungs-Akte zusammenkommt.

Die auffallenden Unterschiede der beiderlei Geschlechtszellen in Grösse und Gestalt, welche jene älteren irrthümlichen Auffassungen veranlassten, erklären sich leicht aus dem Princip der Arbeitstheilung oder Ergonomie. Die träge unbewegliche Eizelle wird immer grösser, je mehr Proviant sie für die Ausbildung des Keims in Form von Nahrungsdotter ansammelt. Die muntere, schwimmende Spermazelle umgekehrt wird immer kleiner und mobiler, je mehr sie genöthigt ist, die erstere aufzusuchen um sich in ihren Dotter einzubohren. Während diese Unterschiede bei den höheren Thieren sehr auffallend sind, treten sie bei vielen niederen Thieren weit weniger hervor. Bei denjenigen Protisten (einzelligen Urpflanzen und Urthieren), welche die ersten Anfänge der geschlechtlichen Zeugung besitzen, sind sogar die beiden copulirenden Zellen ursprünglich ganz gleich. Der Befruchtungs-Akt ist hier weiter nichts als ein plötzliches Wachsthum, wobei die ursprünglich einfache Zelle ihr Volumen verdoppelt und dadurch zur Fortpflanzung (Zelltheilung) befähigt wird. Dann treten zuerst geringe Differenzen in der Grösse der beiden Copulations-Zellen auf; die kleineren Microsporen (oder Microgonidien) besitzen im Uebrigen die Gestalt der grösseren Macrosporen (oder Macrogonidien). Erst wenn diese Grössendifferenz bedeutender wird, treten dazu

auch auffallende Unterschiede der Gestaltung; die ersteren werden zu den flinken Spermazellen, die letzteren zu den trägen Eizellen.

Mit dieser neuen Auffassung von der Aequivalenz der beiderlei Gonidien, der physiologischen Gleichwerthigkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle, ihrem gleichen Antheil an dem Vererbungs-Vorgang, harmonirt nun auch die wichtige, von Hertwig (1875) festgestellte Thatsache, dass bei normaler Befruchtung nur eine einzige Samenzelle mit einer Eizelle copulirt; die Membran, welche sofort nach dem Eindringen des ersten Samenfadens sich von der Oberfläche des Dotters abhebt (Fig. 24 *C*), verhindert den Eintritt weiterer „Samenthierchen"; alle Nebenbuhler jenes glücklichen ersten Spermatozoon bleiben ausgeschlossen und sterben rettungslos. Wenn dagegen die Eizelle erkrankt, wenn sie durch niedere Temperatur in Kälte-Starre versetzt oder durch narkotische Mittel (Chloroform, Morphium, Nicotin etc.) betäubt wird, so können zwei oder mehrere Samenfäden in ihren Dotterleib eindringen; es tritt dann Ueberfruchtung oder Polyspermie ein. Je stärker Hertwig die Eizelle chloroformirte, desto grösser war die Zahl der gierigen Samenfäden, welche sich in ihren bewusstlosen Leib einbohrten. Es erinnert diese merkwürdige Thatsache an die berüchtigten Orgien in katholischen Klöstern Spaniens, wo ein sinnlos berauschtes Mädchen vielen Mönchen als Lust-Object dient; normaler Weise hält dort sich jeder Mönch seine eigene „Nonne"; eine von den vielen moralischen Folgen des obligatorischen Cölibates.

Auch für die Psychologie sind diese merkwürdigen Thatsachen der Befruchtung von höchstem Interesse, insbesondere für die Lehre von der Zellseele, welche ich für das naturgemässe Fundament der ersteren halte. Denn alle die wichtigen, vorher beschriebenen Vorgänge können nur dann verstanden und erklärt werden, wenn wir den beiden Geschlechtszellen eine Art niederer Seelenthätigkeit zuschreiben. Beide empfinden gegenseitig ihre Nähe, beide werden durch einen sinnlichen (wahrscheinlich dem Geruch verwandten) Trieb zu einander hingezogen; beide bewegen sich auf einander zu und ruhen nicht, bis sie mit einander verschmelzen. Die Physiologen pflegen zwar zu sagen, dass es sich hier nur um eigenthümliche, physikalisch-chemische Erscheinungen, und nicht um psychische handle; aber die letzteren können von den ersteren nicht getrennt werden. Auch die eigentlichen Seelenthätigkeiten im engeren Sinne sind ja nur verwickeltere physikalische Vorgänge, „psycho-physische" Erscheinungen, die schliesslich

in allen Fällen durch die chemische Zusammensetzung ihres materiellen Substrates bedingt sind.

Diese monistische Auffassung wird dann besonders klar, wenn wir uns wieder an die fundamentale Bedeutung der Befruchtung für die Vererbung erinnern. Denn ebenso wie die feinsten körperlichen, werden bekanntlich auch die subtilsten geistigen Eigenthümlichkeiten von den Eltern durch die Vererbung auf die Kinder übertragen. Dabei ist die chromatische Masse des männlichen Spermakerns als materieller Träger von derselben Bedeutung wie die gleich grosse Karyoplasma-Masse des weiblichen Eikerns; durch erstere werden die individuellen Seelen-Eigenthümlichkeiten des Vaters, durch letztere diejenigen der Mutter vererbt. Die besondere Mischung beider elterlicher Zellkerne bedingt in jedem Kinde dessen individuellen psychischen Charakter.

Aber auch eine andere hochwichtige Frage der Psychologie — ja die wichtigste von allen! — wird durch die Befruchtungs-Entdeckungen des letzten Jahrzehnts definitiv entschieden: die Frage von der persönlichen Unsterblichkeit. Dieses Dogma, welches uns bei den roheren Naturvölkern in den mannichfachsten und wunderlichsten Formen entgegentritt, spielt bekanntlich auch in den verfeinerten Vorstellungen vom Seelenleben der modernen Culturvölker immer noch eine bedeutende Rolle. Nun ist zwar die Unhaltbarkeit desselben schon während des letzten halben Jahrhunderts immer klarer geworden, hauptsächlich durch die grossen Fortschritte der vergleichenden Morphologie und der experimentellen Physiologie, der empirischen Psychologie und Psychiatrie, der monistischen Anthropologie und Ethnologie. Aber durch keine Thatsache wird dasselbe so einleuchtend widerlegt, wie durch die vorher geschilderten Elementar-Processe der Befruchtung. Denn die dabei eintretende Copulation der beiden Geschlechtskerne (Fig. 25—27) bezeichnet haarscharf den Augenblick, in welchem das neue Individuum entsteht. Alle körperlichen Eigenschaften und geistigen Anlagen des neugeborenen Kindes sind die Summe der erblichen Eigenschaften, welche es von seinen Eltern und Voreltern auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung erhalten hat. Alles, was der Mensch in seinem Leben später durch die Thätigkeit seiner Organe und den Einfluss der Aussenwelt, durch Erziehung und Unterricht, mit einem Worte durch Anpassung erwirbt, kann nicht jene individuelle Grundlage seines Wesens vernichten, welche er durch Vererbung von seinen Eltern erhalten hat. Diese erbliche Anlage, das Wesen jeder einzelnen

Menschen-Seele, ist aber nichts „Ewiges“, sondern etwas Zeitliches und entsteht erst in dem Augenblicke, in welchem der Sperma-Kern des Vaters und der Eikern der Mutter sich „zufällig“ begegnen und vereinigen.

Offenbar widerspricht es der reinen Vernunft, ein „ewiges Leben ohne Ende“ für eine individuelle Erscheinung anzunehmen, deren endlichen Anfang wir durch directe sinnliche Beobachtung haarscharf bestimmen können. Eine solche individuelle Erscheinung von beschränkter Zeitdauer ist aber die ununterbrochene Kette von Plasma-Bewegungen, welche wir unter dem Begriffe „Menschenseele“ zusammenfassen. Diese Kette von Molecular-Bewegungen beginnt in dem Augenblick, in welchem der väterliche Sperma-Kern mit dem weiblichen Eikern verschmilzt. Von dem so entstandenen Stammkern wird sie bei dessen wiederholter Theilung auf alle die gleichartigen Zellen der Keimhaut übertragen, welche durch den Furchungs-Process entstehen. Indem diese „Blastoderm-Zellen“ sich in die beiden primären Keimblätter der Gastrula verwandeln, tritt die erste Arbeitstheilung der Zellen ein, und diese setzt sich fort, wenn aus jenen die verschiedenen Gewebe hervorgehen. Dann sind es späterhin beim Menschen und den höheren Thieren nur die centralen Nervenzellen, welche als die primären Elementar-Organe der Seelenthätigkeit thätig sind. Mit ihrem Tode erlischt die Seelenthätigkeit ebenso vollständig, wie das Sehvermögen mit der Vernichtung der Augen aufhört.

Man hört noch oft die irrthümliche Meinung aussprechen, das Dogma der „persönlichen Unsterblichkeit“ bilde eine unentbehrliche Grundlage der Religion und Sittlichkeit, ebenso wie der „Glaube an einen persönlichen Gott“. Diese Meinung wird durch die Thatsachen der Geschichte vollständig widerlegt. Ausserdem ist leicht einzusehen, dass alles „Persönliche“ vergänglich sein muss, eine vorübergehende Erscheinungs-Form im Wechsel der natürlichen Entwickelungs-Vorgänge. Es ist daher auch ein bedenklicher Fehler, von einer „Unsterblichkeit der Einzelligen“ zu sprechen, wie Weismann gethan hat. Auch die einzelligen Individuen der Protisten (Urthiere und Urpflanzen) sind ebenso vergängliche Individuen, wie die vielzelligen Histonen, die gewebebildenden Pflanzen und Thiere; zu diesen letzteren gehört auch der Mensch. Unsere Menschen-Seele wird zwar noch oft als etwas ganz Besonderes betrachtet, und man schreibt ihr besondere Fähigkeiten zu, welche die stammverwandte Seele der Wirbelthiere nicht besitzen soll. Dieser Irrthum wird aber durch die unbe-

fangene vergleichende Psychologie gründlich widerlegt. Auch werden wir sehen, dass sich die besonderen Organe der einzelnen Seelenthätigkeiten beim Menschen ganz ebenso entwickeln, wie bei allen anderen Wirbelthieren.

Die allgemeine Bedeutung der Befruchtungs-Vorgänge für diese und andere Cardinal-Fragen leuchtet unmittelbar ein. Allerdings ist die Befruchtung des Menschen (— obwohl sie alltäglich auf unserem Planeten sich unzählige Male wiederholt —) noch niemals in ihren Einzelheiten mikroskopisch untersucht worden, aus Gründen, die auf der Hand liegen. Allein die beiden Zellen, die einzig und allein dabei in Betracht kommen, die weibliche Eizelle und die männliche Spermazelle, verhalten sich beim Menschen genau so wie bei allen anderen Säugethieren; und dieselbe Gestalt, wie bei diesen, besitzt auch der menschliche Keim oder Embryo, der aus der Copulation hervorgeht. Es zweifelt daher kein Naturforscher, der diese Thatsachen kennt, daran, dass auch die einzelnen Vorgänge jener Copulation beim Menschen dieselben sind, wie bei allen anderen Wirbelthieren [50]).

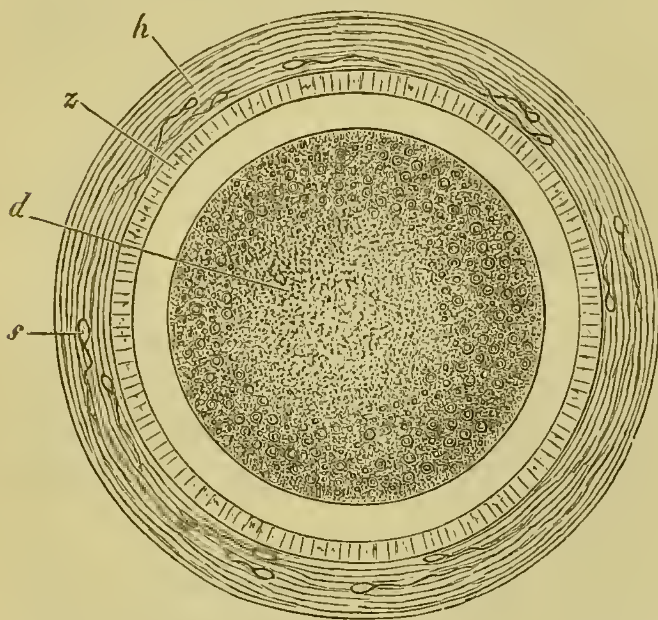


Fig. 28. **Stammzelle des Kaninchens, 200mal vergrössert.** Im körnigen Protoplasma der befruchteten Eizelle (*d*) schimmert in der Mitte der kleine helle Stammkern durch. *z* Ovolemma, mit Schleimhülle (*h*). *s* Todte Spermidien.

Die Stammzelle, die daraus hervorgeht, und mit der jeder Mensch seine Existenz beginnt, wird nicht verschieden sein von derjenigen anderer Säugethiere, z. B. des Kaninchens (Fig. 28). Auch beim Menschen ist diese Stammzelle von der ursprünglichen Eizelle sowohl in Bezug auf ihre Formbeschaffenheit (morphologisch), als in Bezug auf ihre materielle Zusammensetzung (chemisch), als endlich auch in Bezug auf ihre Lebenseigenschaften (physiologisch) sehr wesentlich verschieden. Sie ist zum Theil väterlichen, zum Theil mütterlichen Ursprungs. Es ist daher nicht wunderbar, wenn das Kind, das sich aus dieser Stammzelle entwickelt, von beiden Eltern individuelle Eigenschaften erbt [53]).

Die Lebensthätigkeiten einer jeden Zelle bilden eine Summe von mechanischen Processen, die im Grunde auf Bewegungen der

kleinsten „Lebenstheilchen" oder der Moleküle der lebendigen Substanz beruhen. Wenn wir diese active Substanz allgemein als Plasson und ihre Moleküle als Plastidule bezeichnen, so können wir sagen, dass der individuelle physiologische Charakter einer jeden Zelle auf ihrer molekularen Plastidul-Bewegung beruht. Die Plastidulbewegung der Cytula ist demnach die Resultante aus den vereinigten Plastidulbewegungen der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Wenn wir die beiden letzteren als Seitenlinien im Parallelogramm der Kräfte betrachten, so ist die Plastidulbewegung der Stammzelle deren Diagonale. Die Bedeutung dieser Auffassung für die mechanische Erklärung der elementaren Entwickelungs-Vorgänge habe ich entwickelt in meiner Schrift über „die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen" (1876).

Erste Tabelle.

Uebersicht über die Bestandtheile des einzelligen-Keim-Organismus vor und nach der Befruchtung.

I. Die männliche oder väterliche Geschlechtszelle.	II. Die weibliche oder mütterliche Geschlechtszelle.	III. Die kindliche Zelle, das Product der Verschmelzung Beider.
Die Spermazelle. *Spermidium.* *Synonym:* Samenzelle. Samenfaden. Samenthierchen. Spermatozoon. Zoospermium.	**Die Eizelle.** *Ovulum.* *Synonym:* Das unbefruchtete reife Ei.	**Die Stammzelle.** *Cytula* oder Archicytos. *Synonym:* Das befruchtete Ei. Die erste Furchungskugel. Die älteste Furchungszelle.
Bestandtheile: **I. A. Das Protoplasma der Spermazelle:** (*Spermoplasma.*) Mittelstück und Schwanz des Samenfadens, nebst dünner Rindenschicht des „Kopfes".	Bestandtheile: **II. A. Das Protoplasma der Eizelle:** (*Ovoplasma.*) Bildungsdotter (*Vitellus formativus*) nebst secundären Einschlüssen: Nahrungsdotter (Deutoplasma oder Lecithus).	Bestandtheile: **III. A. Das Protoplasma der Stammzelle:** (*Archiplasma.*) Protoplasma der ersten Furchungskugel. Stammplasma. Product der Verschmelzung Beider.
I. B. Der Spermakern *Spermokaryon.* Spermakern (Hertwig). „Kopf des Samenthierchens" (nach Abzug einer dünnen Rindenschicht).	**II. B. Der Eikern.** (*Ovokaryon.*) Rest des Keimbläschens (Vesicula germinativa, nach Ausstossung der Richtungskörper).	**III. B. Der Stammkern.** (*Archikaryon.*) Furchungskern (Hertwig). Keimkern (Strasburger). Product der Verschmelzung Beider.

Zweite Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung der organischen Zelle oder Plastide (des Elementar-Organismus).

Bestandtheile erster Ordnung	Bestandtheile zweiter Ordnung	Bestandtheile dritter Ordnung	Bestandtheile vierter Ordnung
I. Zellenkern. *Nucleus* oder *Karyon.* — Ursprünglich aus homogener **Kernsubstanz** gebildet. (*Karyoplasma*).	1. *Karyobasis* **Kerngrundmasse** (Festere, geformte Kernmasse).	1. *Karyomitoma* Kerngerüst zusammengesetzt aus A) Chromatin (Färbbare Kernmasse) und B) Achromin (Nicht färbbare Kernmasse).	a) *Nucleolinus* Kernpunkt. b) *Nucleolus* Kernkörper. c) *Karyomiten* Kernfäden. d) *Karyotheke* Kernmembran.
	2. *Karyolymphe* **Kernsaft** (Weichere, formlose Kernmasse).		
II. Zellenleib. *Celleus* oder *Cytosoma.* — Ursprünglich aus homogener **Zellsubstanz** gebildet. (*Cytoplasma*).	1. *Protoplasma* **Active (lebendige) Zellsubstanz.**	1. *Cytomitoma.* Zellgerüst (gebildet aus Cytomiten oder Protoplasma-Fäden).	1. *Filarmasse* oder *Spongioplasma* (Fadengerüst oder Wabenwerk).
	2. *Metaplasma* **Passive (todte) Zellsubstanz** (Plasma-Producte). — (In ganz jungen Zellen von primärer Beschaffenheit fehlt das Metaplasma, und der der ganze Zellenleib besteht bloss aus homogenem Protoplasma.)	2. A. *Innere Plasma-Producte.* (Innerhalb des Protoplasma abgelagert.)	a) *Paraplasma* Geformte Interfilarmasse. b) *Microsomen* oder *Granula* (Plasma-Körnchen). c) *Liposomen* Fettkörnchen. d) *Cytolymphe* Zellsaft.
		2. B. *Aeussere Plasma-Producte.* (Nach aussen vom Protoplasma abgeschieden.)	a) *Zellmembran* (Zellhülle) Cytotheke. b) *Intercellar-Substanzen* (Zwischen-Zellmassen).

Achter Vortrag.

Die Gastraea-Theorie.

„Die Gastrula halte ich für die wichtigste und bedeutungsvollste Embryonal-Form des Thierreichs. Bei Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme besitzt die Gastrula ganz denselben Bau. Ueberall enthält ihr einfacher Körper eine centrale Höhle (Urdarm), welche sich durch eine Mündung öffnet (Urmund); überall besteht die Wand der Höhle aus zwei Zellenschichten oder Blättern: Entoderm oder vegetatives Keimblatt, und Exoderm oder animales Keimblatt. Aus dieser Identität schliesse ich nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekannten Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war: Gastraea."

Biologie der Kalkschwämme (1872).

Eifurchung und Gastrulation. Die beiden Grenzblätter oder die primären Keimblätter. Hautblatt (Exoderm) und Darmblatt (Entoderm). Urdarm und Urmund. Bildungsdotter und Nahrungsdotter. Holoblastische und meroblastische Eier. Gastrula und Gastraea.

Inhalt des achten Vortrages.

Erste Vorgänge nach erfolgter Befruchtung der Eizelle. Die ursprüngliche oder palingenetische Form der Eifurchung. Bedeutung des Furchungs-Processes. Wiederholte Theilung der Stammzelle. Entstehung zahlreicher Furchungskugeln oder Blastomeren. Maulbeerkeim oder Morula. Blasenkeim oder Blastula. Keimhaut oder Blastoderma. Einstülpung der Keimblase. Bildung der Gastrula. Haubenkeim (Depula), mit zwei Höhlen (gleichzeitig mit Furchungshöhle und Urdarmhöhle); Uebergang von der Blastula zur Gastrula. Urdarm und Urmund. Die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter: Exoderm (Epiblast) und Entoderm (Hypoblast). Unterschiede ihrer Zellen. Uebereinstimmung der ursprünglichen Gastrulation in den verschiedensten Hauptgruppen des Thierreichs. Die Gastrulation des Amphioxus; Uebergang der primären einaxigen in die secundäre zweiseitige und dreiaxige Gastrula-Form. Krümmung der Hauptaxe. Abplattung der Rückenseite, stärkeres Wachsthum der Bauchseite. Die secundären, abgeänderten oder cenogenetischen Formen der Gastrulation. Bedeutung und ungleiche Vertheilung des Nahrungsdotters. Totale und partielle Furchung. Holoblastische und meroblastische Eier. Scheibenförmige Furchung und Scheiben-Gastrula: Fische, Reptilien, Vögel. Oberflächliche Furchung und Blasen-Gastrula: Gliederthiere. Permanent zweiblättrige Körperbildung niederer Thiere. Die zweiblättrige uralte Stammform: Gastraea. Die Homologie der beiden primären Keimblätter.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1872. *Die Keimblätter-Theorie und der Stammbaum des Thierreichs. (In: Biologie der Kalkschwämme, Bd. 1, S.* 464.)

Derselbe, 1873—1884. *Studien zur Gastraea-Theorie. (Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VIII, IX, XI, XVIII.)*

E. Ray-Lankester, 1873. *On the primitive Cell-Layers of the embryo as the basis of genealogical classification of the animals. (Annals and Magazine of Nat. Hist. Vol. XI.)*

Derselbe, 1877. *Notes on the embryology and classification of the animal kingdom. (Quart. Journ. of microsc. science, Vol. XVII.)*

Francis Balfour, 1880. *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* 2 *Bände.*

Derselbe, 1880. *On the structure and homology of the germinal layers of the embryo. (Quart. Journ. of microsc. science.)*

A. Kowalevsky, 1867—1880. *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus, der Ascidien, der Sagitta, der Brachiopoden u. s. w.*

Carl Rabl, 1875—1880. *Entwickelungsgeschichte der Mollusken (Süsswasser-Pulmonaten, Malermuschel u. s. w.). Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. IX, X etc.*

Berthold Hatschek, 1888. *Furchung und Gastrulation. (In: Lehrbuch der Zoologie S.* 92—110.)

Arnold Lang, 1888. *Die Eifurchung und Gastrulation der Metazoen. (In: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 11. Capitel, S.* 115—131.)

VIII.

Meine Herren!

Die ersten Vorgänge der individuellen Entwickelung, welche nach erfolgter Befruchtung der Eizelle und Bildung der Stammzelle eintreten, sind im ganzen Thierreiche wesentlich dieselben; sie beginnen überall mit der sogenannten Eifurchung und Keimblätterbildung. Nur die niedersten und einfachsten Thiere, die Urthiere oder Protozoen, machen davon eine Ausnahme; denn sie bleiben zeitlebens einzellig. Zu diesen Urthieren gehören die Amoeben, Gregarinen, Rhizopoden, Infusorien u. s. w. Da ihr ganzer Organismus nur durch einen einzige Zelle repräsentirt wird, können sie niemals „Keimblätter", d. h. bestimmt geformte Zellenschichten bilden. Alle übrigen Thiere dagegen, alle echten Thiere oder Metazoen (— wie wir sie im Gegensatz zu jenen Protozoen nennen —) bilden durch wiederholte Theilung der befruchteten Eizelle echte Keimblätter. Das gilt ebensowohl von den niederen Pflanzenthieren und Wurmthieren, wie von den höher entwickelten Weichthieren, Sternthieren, Gliederthieren und Wirbelthieren[55].

Bei allen diesen Metazoen oder vielzelligen Thieren sind die wichtigsten Vorgänge der Keimung im Wesentlichen gleich, obgleich sie, äusserlich betrachtet, oft sehr verschieden erscheinen. Ueberall zerfällt die Stammzelle, welche aus der befruchteten Eizelle hervorgegangen ist, zunächst durch wiederholte Theilung in eine grosse Anzahl von einfachen Zellen. Diese Zellen sind alle directe Nachkommen oder Descendenten der Stammzelle und werden aus später zu erörternden Gründen als Furchungszellen oder „Furchungskugeln" bezeichnet (*Blastomera* oder *Segmentella*). Der wiederholte Theilungsprocess der Stammzelle, durch welchen die Furchungszellen entstehen, ist schon lange unter dem Namen der Eifurchung oder schlechtweg „Furchung" (*Segmentatio*) bekannt. Früher oder später treten die Furchungszellen zur Bildung einer runden (ursprünglich kugeligen) Keimblase (*Blastula*) zu-

sammen; dann aber sondern sie sich in zwei wesentlich verschiedene Gruppen und ordnen sich in zwei getrennte Zellenschichten: die beiden primären Keimblätter. Diese umschliessen eine Verdauungshöhle, den Urdarm, mit einer Oeffnung, dem Urmund. Die bedeutungsvolle Keimform, welche diese ältesten Primitiv-Organe besitzt, nennen wir Gastrula, den Vorgang ihrer Entstehung Gastrulation. Dieser ontogenetische Vorgang besitzt die höchste Bedeutung und ist der eigentliche Ausgangspunkt für die Gestaltung des echten Thierkörpers.

Die fundamentalen Keimungs-Processe der Eifurchung und der Keimblätterbildung sind erst in den letzten zwanzig Jahren vollkommen klar erkannt und in ihrer wahren Bedeutung richtig gewürdigt worden. Sie bieten in den verschiedenen Thiergruppen mancherlei auffallende Verschiedenheiten dar, und es war nicht leicht, die wesentliche Gleichheit oder Identität derselben im ganzen Thierreiche nachzuweisen. Erst nachdem ich 1872 die Gastraea-Theorie[40]) aufgestellt und später (1875) alle die einzelnen Formen der Eifurchung und Gastrulabildung auf eine und dieselbe Grundform zurückgeführt hatte, konnte jene wichtige Identität als wirklich bewiesen angesehen werden. Es ist damit ein einheitliches Gesetz gewonnen, welches die ersten Vorgänge der Keimung bei sämmtlichen Thieren beherrscht[56]).

Der Mensch verhält sich in Bezug auf diese ersten und wichtigsten Vorgänge jedenfalls durchaus gleich den übrigen höheren Säugethieren, und zunächst den Affen. Da der menschliche Keim oder Embryo selbst noch in einem viel späteren Stadium der Ausbildung, wo bereits Gehirnblasen, Augen, Gehörorgane, Kiemenbogen etc. angelegt sind, nicht wesentlich von dem gleichgeformten Keime der übrigen höheren Säugethiere verschieden ist (Taf. VII, erste Reihe), so dürfen wir mit voller Sicherheit annehmen, dass auch die ersten Vorgänge der Keimung, der Eifurchung und Keimblätterbildung, dieselben sind. Wirklich beobachtet sind diese Verhältnisse allerdings bisher noch nicht. Denn es hat sich noch niemals Gelegenheit geboten, ein menschliches Weib unmittelbar nach erfolgter Befruchtung zu zergliedern und die Stammzelle oder die Furchungszellen in deren Eileiter aufzusuchen. Da aber sowohl die jüngsten wirklich beobachteten menschlichen Embryonen (in Form von Keimblasen), als auch die darauf folgenden weiter entwickelten Keimformen mit denjenigen des Kaninchens, des Hundes und anderer höherer Säugethiere wesentlich übereinstimmen, so wird kein vernünftiger Mensch daran zweifeln, dass auch die Ei-

furchung und Keimblätterbildung hier gerade so wie dort verläuft, und wie es Fig. 12—17 auf Tafel II schematisch darstellen [57]).

Nun ist aber die besondere Form, welche die Eifurchung und Keimblätterbildung bei den Säugethieren besitzt, keineswegs die ursprüngliche, einfache und palingenetische Form der Keimung. Vielmehr ist dieselbe in Folge von zahlreichen embryonalen Anpassungen sehr stark abgeändert, gestört oder cenogenetisch modificirt. Wir können dieselbe daher unmöglich an und für sich allein verstehen. Vielmehr müssen wir, um zu diesem Verständniss zu gelangen, die verschiedenen Formen der Eifurchung und Keimblätterbildung im Thierreiche vergleichend betrachten; und vor allen müssen wir die ursprüngliche, palingenetische Form derselben aufsuchen, aus welcher die abgeänderte, cenogenetische Form der Säugethier-Keimung erst viel später allmählich entstanden ist.

Diese ursprüngliche, palingenetische Form der Eifurchung und Keimblätterbildung besteht im Stamme der Wirbelthiere, zu welchem der Mensch gehört, heutzutage einzig und allein noch beim niedersten und ältesten Gliede dieses Stammes, bei dem wunderbaren Lanzetthierchen oder *Amphioxus* (vergl. den XVI. und XVII. Vortrag, sowie Taf. X und XI). Dieselbe palingenetische Form der Keimung finden wir aber in ganz gleicher Weise auch noch bei vielen niederen, wirbellosen Thieren vor, so z. B. bei der merkwürdigen Seescheide (*Ascidia*), bei der Teichschnecke (*Limnaeus*), beim Pfeilwurm (*Sagitta*), ferner bei sehr vielen Sternthieren und Pflanzenthieren, so z. B. beim gewöhnlichen Seestern und Seeigel, bei vielen Medusen und Korallen und bei den einfachsten Schwämmen (*Olynthus*). Wir wollen hier als Beispiel die palingenetische Eifurchung und Keimblätterbildung einer achtzähligen Einzelkoralle betrachten, welche ich 1873 im Rothen Meere entdeckt und in meinen „Arabischen Korallen“ als *Monoxenia Darwinii* beschrieben habe [58]).

Die befruchtete Eizelle dieser Koralle (Fig. 29 *A*, *B*) zerfällt zunächst durch Theilung in zwei gleiche Zellen (*C*). Zuerst theilt sich der Kern der Stammzelle in zwei gleiche Hälften; diese stossen sich ab, weichen auseinander und wirken als Anziehungs-Mittelpunkte auf das umgebende Protoplasma; in Folge dessen schnürt sich das letztere durch eine Ringfurche ringsherum ein und geht ebenfalls in zwei gleiche Hälften auseinander. Jede der beiden so entstandenen „Furchungszellen“ zerfällt auf dieselbe Weise wiederum in zwei gleiche Zellen, und zwar liegt die Trennungsebene dieser beiden letzteren senkrecht auf derjenigen der beiden ersteren

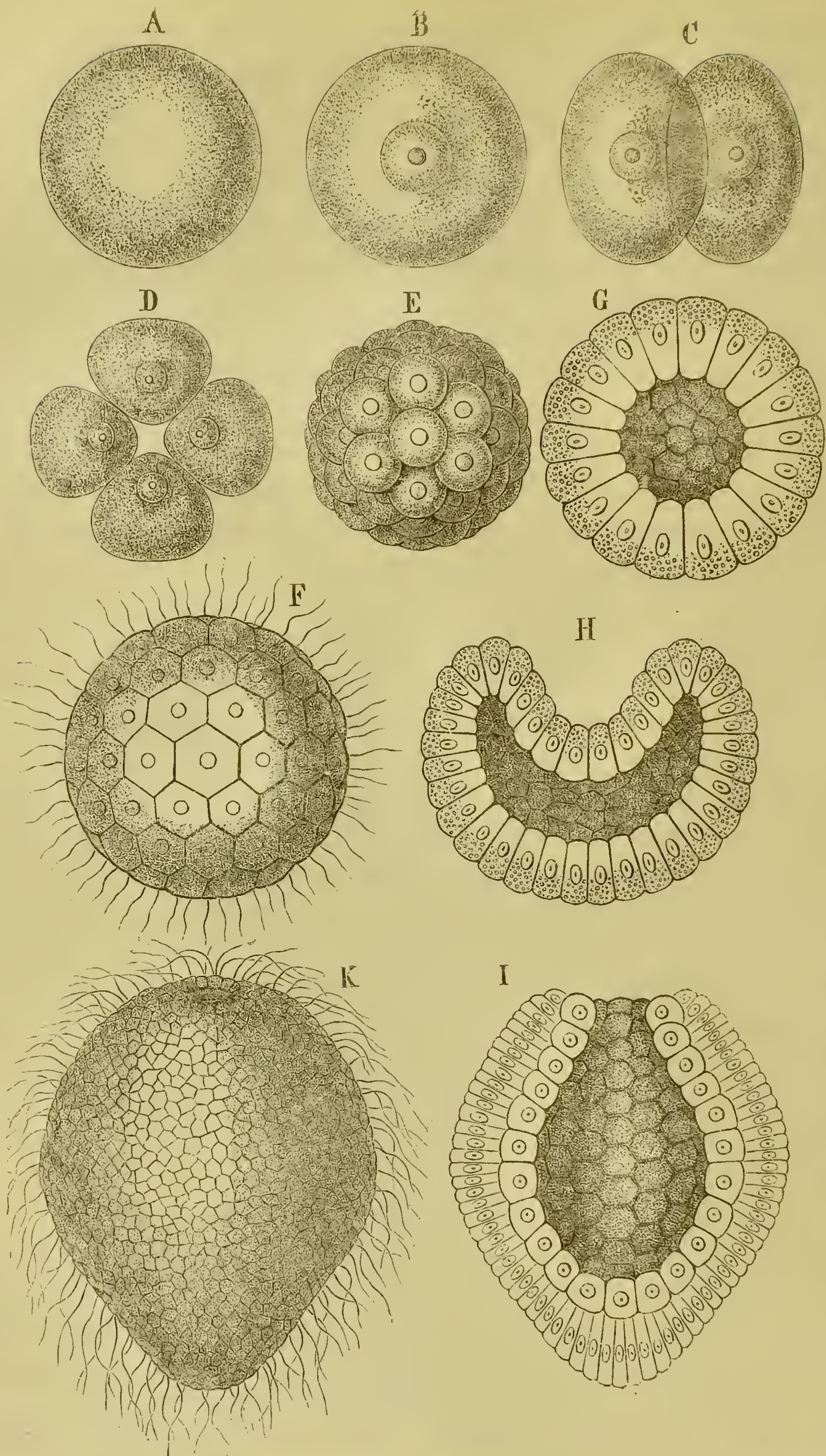


Fig. 29. **Gastrulation einer Koralle** (*Monoxenia Darwinii*). *A*, *B*. Stammzelle (Cytula) oder befruchtete Eizelle. In Fig. *A* (unmittelbar nach erfolgter Befruchtung) ist der Kern nicht sichtbar, in Fig. *B* (etwas später) sehr deutlich. *C* Zwei Furchungszellen. *D* Vier Furchungszellen. *E* Maulbeerkeim (Morula). *F* Blasenkeim (Blastula). *G* Blasenkeim im Durchschnitt. *H* Haubenkeim (Depula oder eingestülpter Blasenkeim) im Durchschnitt. *I* Gastrula im Längsdurchschnitt. *K* Gastrula oder Becherkeim, von aussen betrachtet.

(Fig. *D*). Die vier gleichen Furchungszellen (die Enkelinnen der Stammzelle) liegen in einer Ebene. Jetzt theilt sich jede derselben abermals in zwei gleiche Hälften, und wiederum geht die Theilung des Zellkernes derjenigen des umhüllenden Protoplasma voraus. Die so entstandenen acht Furchungszellen zerfallen auf die gleiche Weise wieder in sechzehn. Aus diesen werden durch abermalige Theilung 32 Furchungszellen. Indem jede von diesen sich halbirt, entstehen 64, weiterhin 128 Zellen u. s. w.[59]). Das End-Resultat dieser wiederholten gleichmässigen Zweitheilung ist die Bildung eines kugeligen Haufens von gleichartigen Furchungszellen, und diesen nennen wir Maulbeerkeim (*Morula*). Die Zellen liegen so dicht gedrängt an einander, wie die Körner einer Maulbeere oder Brombeere, und daher erscheint die Oberfläche der Kugel im Ganzen höckerig (Fig. *E*). (Vergl. auch Fig. 3 auf Taf. II)[60]).

Nachdem die Eifurchung dergestalt beendigt ist, verwandelt sich der dichte Maulbeerkeim in eine hohle kugelige Blase. Wässerige Flüssigkeit oder Gallerte sammelt sich in der Mitte der dichten Kugel an; die Furchungszellen weichen auseinander und begeben sich alle an die Oberfläche derselben. Hier platten sie sich durch gegenseitigen Druck vielflächig ab, nehmen die Gestalt von abgestutzten Pyramiden an und ordnen sich in eine einzige Schicht regelmässig neben einander (Fig. *F*, *G*). Diese Zellenschicht heisst die Keimhaut (*Blastoderma*); die gleichartigen Zellen, welche dieselbe in einfacher Lage zusammensetzen, nennen wir Keimhautzellen (*Cellulae blastodermicae*), und die ganze hohle Kugel, deren Wand die letzteren bilden, heisst Keimhautblase, auch kurz „Keimblase“ oder „Blasenkeim“ (*Blastula* oder *Blastosphaera*, früher *Vesicula blastodermica* genannt)[61]). Der innere Hohlraum der Kugel, der mit klarer Flüssigkeit oder Gallerte gefüllt ist, heisst „Furchungshöhle“ (*Cavum segmentarium*) oder Keimhöhle (*Blastocoelon*).

Bei unserer Koralle, wie bei vielen anderen niederen Thieren, beginnt schon jetzt der junge Thierkeim sich selbstständig zu bewegen und im Wasser umherzuschwimmen. Es wächst nämlich aus jeder Keimhautzelle ein dünner und langer, fadenförmiger Fortsatz hervor, eine Peitsche oder Geissel; und diese führt selbstständig langsame, bald raschere Schwingungen aus (Fig. *F*). Jede Keimhautzelle wird so zu einer schwingenden „Geisselzelle“. Durch die vereinigte Kraft aller dieser schwingenden Geisseln wird die ganze kugelige Keimhautblase drehend oder rotirend im Wasser umher-

getrieben. Bei vielen anderen Thieren, insbesondere bei solchen, wo sich der Keim innerhalb geschlossener Eihüllen entwickelt, bilden sich die schwingenden Geisselfäden an den Keimhautzellen erst später oder kommen überhaupt nicht zur Ausbildung. Die Keimhautblase kann wachsen und sich ausdehnen, indem sich die Keimhautzellen durch fortgesetzte Theilung (in der Kugelfläche!) vermehren und im inneren Hohlraum noch mehr Flüssigkeit ausgeschieden wird. Es giebt noch heute einige Organismen, welche auf der Bildungsstufe der Blastula zeitlebens stehen bleiben, Hohlkugeln, welche durch Flimmerbewegung im Wasser umherschwimmen, und deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht besteht: die Kugelthierchen (*Volvox*), die Flimmerkugeln (*Magosphaera, Synura*) u. a. Wir werden auf die hohe phylogenetische Bedeutung dieser wichtigen Thatsache später (im XIX. Vortrage) zurückkommen.

Jetzt tritt ein sehr wichtiger und merkwürdiger Vorgang ein, nämlich die Einstülpung der Keimblase (*Invaginatio Blastulae,* Fig. *H*). Aus der Kugel mit einschichtiger Zellenwand wird ein Becher mit zweischichtiger Zellenwand (vergl. Fig. *G*, *H, I*). An einer bestimmten Stelle der Kugeloberfläche bildet sich eine Abplattung, die sich zu einer Grube vertieft. Diese Grube wird tiefer und tiefer; sie wächst auf Kosten der inneren Keimhöhle oder Furchungshöhle. Die letztere nimmt immer mehr ab, je mehr sich die erstere ausdehnt. Endlich verschwindet die innere Keimhöhle ganz, indem sich der innere, eingestülpte Theil der Keimhaut (oder die Wand der Grube) an den äusseren, nicht eingestülpten Theil derselben innig anlegt. Zugleich nehmen die Zellen der beiden Theile verschiedene Gestalt und Grösse an; die inneren Zellen werden mehr rundlich, die äusseren mehr länglich (Fig. *I*). So bekommt der Keim die Gestalt eines becherförmigen oder krugförmigen Körpers, dessen Wand aus zwei verschiedenen Zellenschichten besteht, und dessen innere Höhlung sich am einen Ende (an der ursprünglichen Einstülpungsstelle) nach aussen öffnet. Diese höchst wichtige und interessante Keimform nennen wir Becherkeim oder Becherlarve (*Gastrula*, Fig. 29, *I* im Längsschnitt, *K* von aussen)[62].

Die bemerkenswerthe Zwischenstufe der Entwickelung, welche beim Uebergang der Keimblase in die Becherlarve auftritt (Fig. *H*), habe ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“, (VIII. Aufl., p. 505) als Haubenkeim oder *Depula* unterschieden: „Auf diesem Zwischen-Zustand existiren neben einander zwei Höhlen im Keime: die ursprüngliche Keimhöhle (*Blastocoel*) in Rückbildung be-

griffen, und die Urdarmhöhle (*Progaster*) in Fortbildung befindlich. Letztere dehnt sich immer weiter aus auf Kosten der ersteren; doch bleibt bei vielen Metazoen ein Rest der Keimhöhle

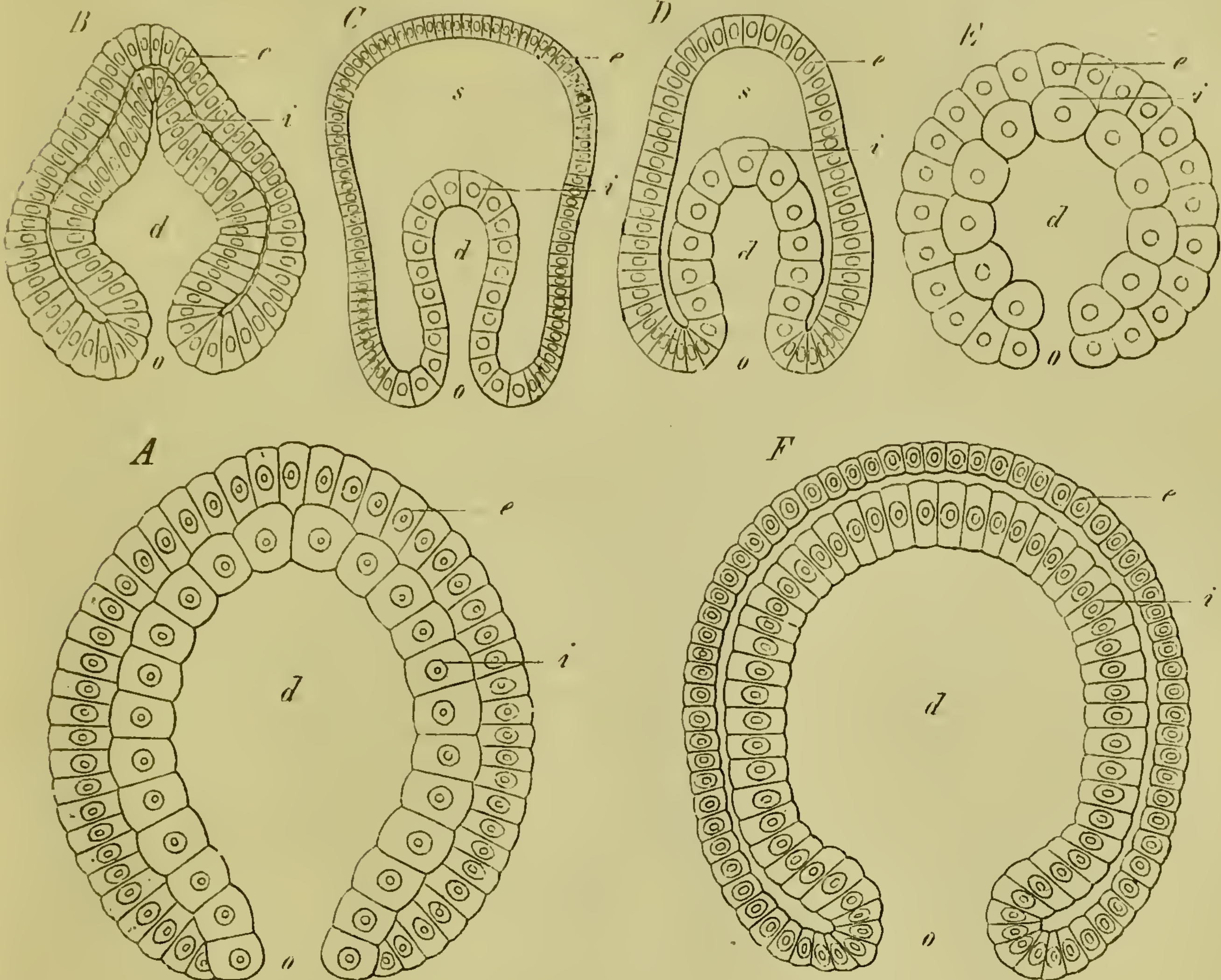


Fig. 30. Fig. 35.

Fig. 30 (*A*). **Gastrula eines einfachsten Pflanzenthieres, einer Gastraeade** (*Gastrophysema*), Haeckel.

Fig. 31 (*B*). **Gastrula eines Wurmes** (Pfeilwurm, *Sagitta*) nach Kowalevsky.

Fig. 32 (*C*). **Gastrula eines Echinodermen** (Seestern, *Uraster*), nicht völlig eingestülpt (Depula), nach Alexander Agassiz.

Fig. 33 (*D*). **Gastrula eines Arthropoden** (Urkrebs, *Nauplius*) (wie 32).

Fig. 34 (*E*). **Gastrula eines Mollusken** (Teichschnecke, *Limnaeus*), nach Carl Rabl.

Fig. 35 (*F*). **Gastrula eines Wirbelthieres** (Lanzetthierchen, *Amphioxus*), nach Kowalevsky. (Frontal-Ansicht.)

Ueberall bedeutet: *d* Urdarmhöhle. *o* Urmund. *s* Furchungshöhle. *i* Entoderm (Darmblatt). *e* Exoderm (Hautblatt).

bestehen und kann eine „falsche Leibeshöhle" bilden (*Pseudocoel*). Diese letztere ist bisweilen ausgedehnt und wird auch öfters als die „primäre Leibeshöhle" der Metazoen bezeichnet, im Gegensatze zu der „secundären Leibeshöhle" oder dem Enterocoel, welche später bei den Wirbelthieren aus dem Urdarm hervorwächst (vergl. den X. Vortrag).

Die Gastrula halte ich für die wichtigste und bedeutungsvollste Keimform des Thierreichs. Denn bei allen echten Thieren (nach Ausschluss der Protozoen) geht aus der Eifurchung entweder eine reine, ursprüngliche, palingenetische Gastrula hervor (Fig. 29 *I*, *K*) oder doch eine gleichbedeutende cenogenetische Keimform, die secundär aus der ersteren entstanden ist und sich unmittelbar darauf zurückführen lässt. Sicher ist es eine Thatsache von höchstem Interesse und von der grössten Bedeutung, dass Thiere der verschiedensten Stämme: Wirbelthiere, Weichthiere, Gliederthiere, Sternthiere, Wurmthiere und Pflanzenthiere sich aus einer und derselben Keimform entwickeln. Als redende Beispiele stelle ich Ihnen hier einige reine Gastrula-Formen aus verschiedenen Thierstämmen neben einander (Fig. 30—35, Erklärung oben).

Bei dieser ausserordentlichen Bedeutung der Gastrula müssen wir die Zusammensetzung ihrer ursprünglichen Körperform auf das Genaueste untersuchen. Gewöhnlich ist die typische reine Gastrula sehr klein, mit blossem Auge nicht sichtbar oder höchstens unter günstigen Umständen als ein feiner Punkt erkennbar, meistens von $^1/_{20}$—$^1/_{10}$, seltener von $^1/_5$—$^1/_2$ mm Durchmesser (bisweilen mehr). Ihre Gestalt gleicht meistens einem rundlichen Becher; bald ist sie mehr eiförmig, bald mehr ellipsoid oder spindelförmig, bei einigen mehr halbkugelig oder fast kugelig, bei anderen wiederum mehr in die Länge gestreckt oder fast cylindrisch. Sehr charakteristisch ist die geometrische Grundform des Körpers, welche durch eine einzige Axe mit zwei verschiedenen Polen bestimmt wird. Diese Axe ist die Hauptaxe oder Längsaxe des späteren Thierkörpers; der eine Pol ist der Mundpol (Oralpol); der entgegengesetzte der Gegenmundpol (Aboralpol). Bei den Bilaterien oder den höheren Thieren mit zweiseitiger Grundform nimmt die cenogenetisch abgeänderte Gastrula gewöhnlich schon frühzeitig ebenfalls die bilaterale (dreiaxige) Grundform an (Fig. 39, S. 168). Durch die einaxige (oder monaxonie) Grundform unterscheidet sich die Gastrula sehr wesentlich von der kugeligen Blastula und Morula, bei denen alle Körperaxen gleich sind [63]). Der Querschnitt der primären Gastrula ist kreisrund.

Die innere Höhle des Gastrula-Körpers bezeichne ich als Urdarm (*Progaster*) und seine Oeffnung als Urmund (*Prostoma*). Denn jene Höhle ist die ursprüngliche Ernährungshöhle oder Darmhöhle des Körpers, und diese Oeffnung hat anfänglich zur Nahrungsaufnahme in denselben gedient. Später allerdings verhalten sich Urdarm und Urmund in den verschiedenen Thierstämmen sehr ver-

schieden. Bei den meisten Pflanzenthieren und vielen Wurmthieren bleiben sie zeitlebens bestehen. Bei den meisten höheren Thieren hingegen, und so auch bei den Wirbelthieren, geht nur der grössere mittlere Theil des späteren Darmrohrs aus dem Urdarm hervor; die spätere Mundöffnung bildet sich neu, während der Urmund zuwächst. Wir müssen also wohl unterscheiden zwischen dem Urmund und Urdarm der Gastrula einerseits, und zwischen dem Nachdarm und Nachmund des ausgebildeten Wirbelthieres anderseits [64]).

Von der grössten Bedeutung sind die beiden Zellenschichten, welche die Urdarm-Höhle umschliessen und deren Wand allein zusammensetzen. Denn diese beiden Zellenschichten, die einzig und allein den ganzen Körper bilden, sind nichts Anderes, als die beiden primären Keimblätter oder die Urkeimblätter (*Blastophylla*). Ihre fundamentale Bedeutung wurde schon in der historischen Einleitung (im III. Vortrage) hervorgehoben. Die äussere Zellenschicht ist das Hautblatt oder *Exoderma* (Fig. 30—35 *e*); die innere Zellenschicht ist das Darmblatt oder *Entoderma i*). Ersteres wird auch oft als Ectoblast oder Epiblast, letzteres als Endoblast oder Hypoblast bezeichnet. Aus diesen beiden primären Keimblättern allein baut sich der ganze Körper bei allen Metazoen oder vielzelligen Thieren auf. Das Hautblatt liefert die äussere Oberhaut, das Darmblatt hingegen die innere Darmhaut. Zwischen beiden Keimblättern bildet sich später das mittlere Keimblatt (*Mesoderma*) und die mit Blut oder Lymphe erfüllte Leibeshöhle (*Coeloma*) [65]).

Die beiden primären Keimblätter wurden zuerst im Jahre 1817 von Pander beim bebrüteten Hühnchen klar unterschieden, das äussere als seröses, das innere als mucöses Blatt oder Schleimblatt (S. 43). Aber ihre volle Bedeutung wurde erst von Baer erkannt, welcher in seiner classischen Entwickelungsgeschichte (1828) das äussere als animales, das innere als vegetatives bezeichnete. Diese Bezeichnung ist insofern passend, als aus dem äusseren Blatte vorzugsweise (wenn auch nicht ausschliesslich) die animalen Organe der Empfindung: Haut, Nerven und Sinnesorgane entstehen; hingegen aus dem inneren Blatte vorzugsweise die vegetativen Organe der Ernährung und Fortpflanzung, namentlich der Darm und das Blutgefässsystem. Zwanzig Jahre später (1849) wies dann Huxley darauf hin, dass bei vielen niederen Pflanzenthieren, namentlich Medusen, der ganze Körper eigentlich zeitlebens nur aus diesen beiden primären Keimblättern besteht. Bald darauf führte Allman (1853) für dieselben die Benennung ein, die bald

allgemein angenommen wurde; er nannte das äussere Ectoderm oder Exoderm (Aussenblatt), das innere Endoderm oder Entoderm (Innenblatt). Aber erst seit dem Jahre 1867 wurde (vorzugsweise von KOWALEVSKY) durch vergleichende Beobachtung der Nachweis geführt, dass auch bei wirbellosen Thieren der verschie-

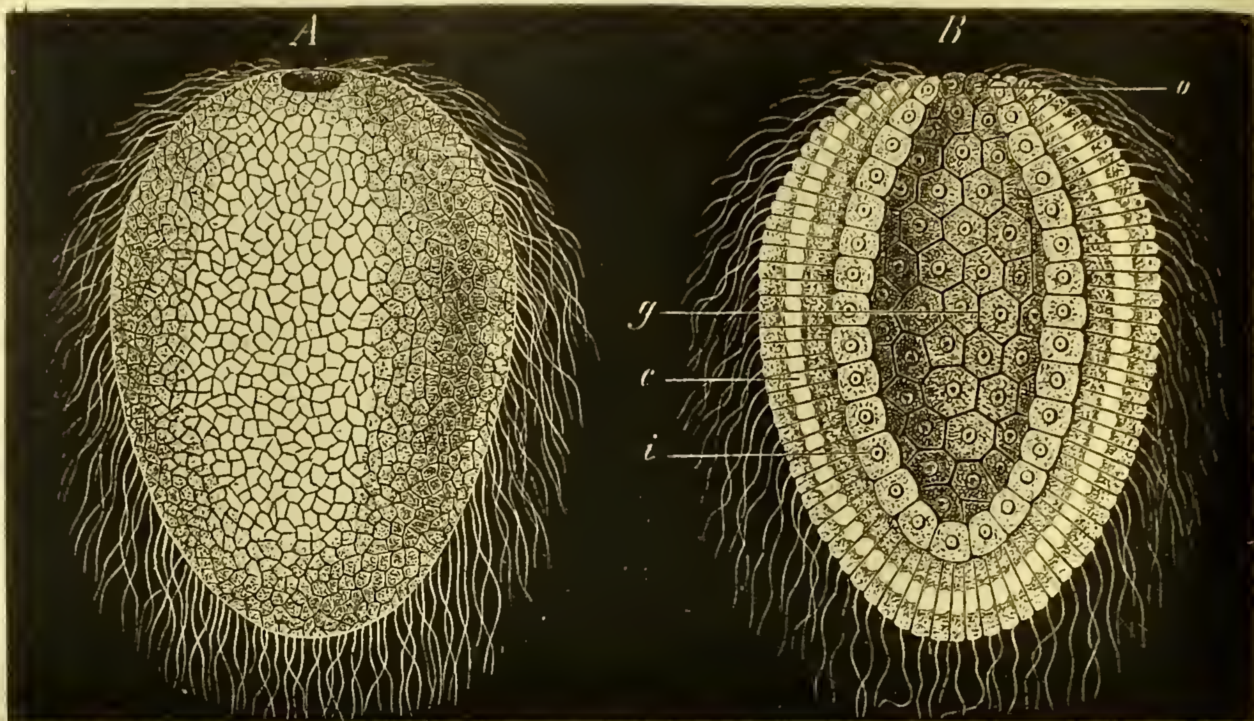


Fig. 36. **Gastrula eines niederen Schwammes (Olynthus).** *A* von aussen, *B* im Längsschnitte durch die Axe. *g* Urdarm (primitive Darmhöhle). *o* Urmund (primitive Mundöffnung). *i* Innere Zellenschicht der Körperwand (inneres Keimblatt, Entoderm, Endoblast oder Darmblatt). *e* Aeussere Zellenschicht (äusseres Keimblatt, Exoderm, Ectoblast oder Hautblatt).

densten Klassen, bei Wurmthieren, Weichthieren, Sternthieren und Gliederthieren der Körper sich aus denselben beiden primären Keimblättern aufbaut. Endlich habe ich selbst auch bei den niedersten Pflanzenthieren, bei den Schwämmen oder Spongien, dieselben (1872) nachgewiesen und zugleich in meiner Gastraea-Theorie den Beweis zu führen gesucht, dass diese „Grenzblätter" überall, von den Schwämmen und Korallen bis zu den Insecten und Wirbelthieren hinauf, also auch beim Menschen als gleichbedeutend oder homolog aufzufassen sind. Diese fundamentale „Homologie der primären Keimblätter und des Urdarms" ist im Laufe der letzten zwanzig Jahre durch die sorgfältigen Untersuchungen zahlreicher vortrefflicher Beobachter bestätigt und jetzt für sämmtliche Metazoen fast allgemein anerkannt worden.

Gewöhnlich bieten auch schon am Gastrula-Keim die Zellen, welche die beiden primären Keimblätter zusammensetzen, erkennbare Verschiedenheiten dar. Meistens (wenn auch nicht immer) sind die Zellen des Hautblattes oder Exoderms (Fig. 36*e*, 37*e*)

kleiner, zahlreicher, heller, hingegen die Zellen des Darmblattes oder Entoderms (*i*) grösser, weniger zahlreich und dunkler. Das Protoplasma der Exoderm-Zellen ist klarer und fester, als die trübere und weichere Zellsubstanz der Entoderm-Zellen; letztere sind meist viel reicher an Dotterkörnern (Eiweiss- und Fettkörnchen) als erstere. Auch besitzen die Darmblattzellen gewöhnlich eine stärkere Verwandtschaft zu Farbstoffen und färben sich in Carminlösung, Anilin u. s. w. rascher und lebhafter als die Hautblattzellen. Die Kerne der Entoderm-Zellen sind meistens rundlich, diejenigen der Exoderm-Zellen hingegen länglich.

Diese physikalischen, chemischen und morphologischen Unterschiede der beiden Kleimblätter, welche ihrem physiologischen Gegensatze entsprechen, sind auch insofern von hohem Interesse, als sie uns den ersten und ältesten Vorgang der Sonderung oder Differenzirung im Thierkörper vor Augen führen. Die Keimhaut (*Blastoderma*), welche die Wand der kugeligen Keimhautblase oder Blastula bildet (Fig. 29 *F*, *G*), besteht bloss aus einer einzigen Schicht von gleichartigen Zellen. Diese Keimhautzellen oder Blastoderm-Zellen sind ursprünglich sehr regelmässig und gleichartig gebildet, von ganz gleicher Grösse, Form und Beschaffenheit. Meistens sind sie durch gegenseitigen Druck abgeplattet, sehr oft regelmässig sechseckig. Sie bilden das erste Gewebe des Metazoen-Organismus, ein einfaches Zellen-Pflaster oder Epithelium. Die Gleichmässigkeit dieser Zellen verschwindet früher oder später während der Einstülpung der Keimhautblase. Die Zellen, welche den eingestülpten, inneren Theil derselben (das spätere Entoderm) zusammensetzen, nehmen gewöhnlich schon während des Einstülpungs-Vorganges selbst (Fig. 29 *H*) eine andere Beschaffenheit an, als die Zellen, welche den äusseren, nicht eingestülpten Theil (das spätere Exoderm) constituiren. Wenn der Einstülpungs-Process vollendet ist, treten die histologischen Verschiedenheiten in den Zellen der beiden primären Keimblätter meist sehr auffallend hervor (Fig. 37). Die kleinen hellen Exoderm-Zellen (*e*) heben sich scharf von den grösseren dunkeln Entoderm-Zellen (*i*) ab. Häufig tritt diese Sonderung der beiden Zellenformen schon sehr frühzeitig während des Furchungs-Processes auf und ist an der Keimblase bereits sehr deutlich.

Wir haben bisher nur diejenige Form der Eifurchung und der Gastrula in's Auge gefasst, welche wir aus vielen und gewichtigen Gründen als die ursprüngliche, die primordiale oder palingenetische aufzufassen berechtigt sind. Wir können sie die

äquale oder gleichmässige Furchung nennen, weil die Furchungszellen zunächst (und oft bis zur Bildung des Blastoderms) gleich bleiben. Die daraus hervorgehende Gastrula bezeichnen wir als Glocken-Gastrula oder *Archigastrula*. In ganz gleicher Form, wie bei unserer Koralle (Monoxenia, Fig. 29), treffen wir dieselbe auch bei den niedersten Pflanzenthieren an, bei Gastrophysema (Fig. 30) und bei den einfachsten Schwämmen (Olynthus, Fig. 36); ferner bei vielen Medusen und Hydrapolypen, bei niederen Würmern verschiedener Klassen (Brachiopoden, Sagitta, Fig. 31), bei Mantelthieren (Ascidia, Taf. X, Fig. 1—4); sodann bei vielen Sternthieren (Fig. 32), niederen Gliederthieren (Fig. 33) und Weichthieren (Fig. 34); endlich ein wenig modificirt auch beim niedersten Wirbelthiere, (Amphioxus, Fig. 35; Taf. X, Fig. 1—10).

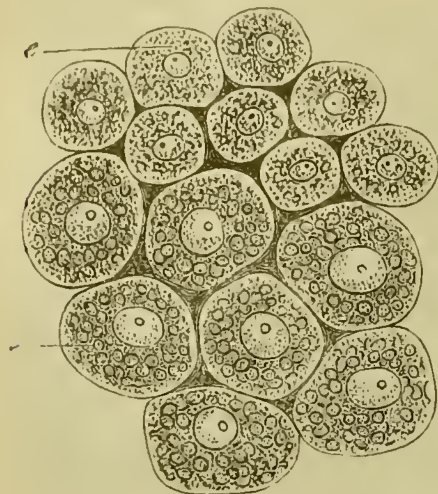


Fig. 37. **Zellen aus den beiden primären Keimblättern** des Säugethieres (aus den beiden Schichten der Keimhaut). *i* grössere dunklere Zellen der inneren Schicht, des vegetativen Keimblattes oder Entoderms. *e* kleinere hellere Zellen der äusseren Schicht, des animalen Keimblattes oder Exoderms.

Die Gastrulation des Amphioxus ist desshalb von besonderem Interesse, weil dieses niederste und älteste aller Wirbelthiere die grösste Bedeutung für die Phylogenie dieses Stammes, also auch für unsere Anthropogenie besitzt (vergl. den XVI. und XVII. Vortrag). Wie die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere die verwickelten Verhältnisse im Körperbau der verschiedenen Klassen durch divergente Entwickelung aus jenem einfachsten „Urwirbelthier" ableitet, so führt die vergleichende Ontogenie die verschiedenen secundären Gastrulations-Formen der Vertebraten auf die einfache, primäre Keimblätter-Bildung des Amphioxus zurück. Obwohl diese letztere, im Gegensatze zu den cenogenetischen Modificationen der ersteren, im Ganzen als palingenetisch zu betrachten ist, so unterscheidet sie sich doch schon in einigen Punkten von der ganz ursprünglichen Gastrulation, wie sie z. B. bei *Monoxenia* (Fig. 29) und bei *Sagitta* vorliegt. Aus der mustergültigen Darstellung von Hatschek (1881) geht hervor, dass die beiderlei Zellen-Arten der Keimblätter beim Amphioxus, wie bei vielen anderen Thieren, schon frühzeitig während des Furchungs-Processes ungleiche Beschaffenheit annehmen. Nur die vier ersten Furchungszellen, welche durch zwei verticale, sich rechtwinklig schneidende Theilungs-Ebenen ge-

trennt werden, sind vollkommen gleich (Taf. XI, Fig. 8). Die dritte, horizontale Furchungs-Ebene liegt nicht im Aequator des Eies, sondern ein wenig oberhalb desselben, so dass sie jene vier Blastomeren in ungleiche Hälften theilt: vier obere kleinere und vier untere grössere; jene bilden die animale, diese die vegetale Hemisphäre. HATSCHEK sagt daher mit Recht, dass die Eifurchung des *Amphioxus* keine streng äquale, sondern eine adäquale sei und sich der inäqualen nähere. Auch im weiteren Verlaufe des Furchungs-Processes bleibt der Grössen-Unterschied der beiderlei Zellgruppen bemerkbar; die kleineren, animalen Zellen der oberen Halbkugel theilen sich rascher als die grösseren vegetalen Zellen der unteren Hemisphäre (Fig. 38 *A, B*). Daher besteht denn auch die Keimhaut, welche am Ende des Furchungs-Processes die ein-

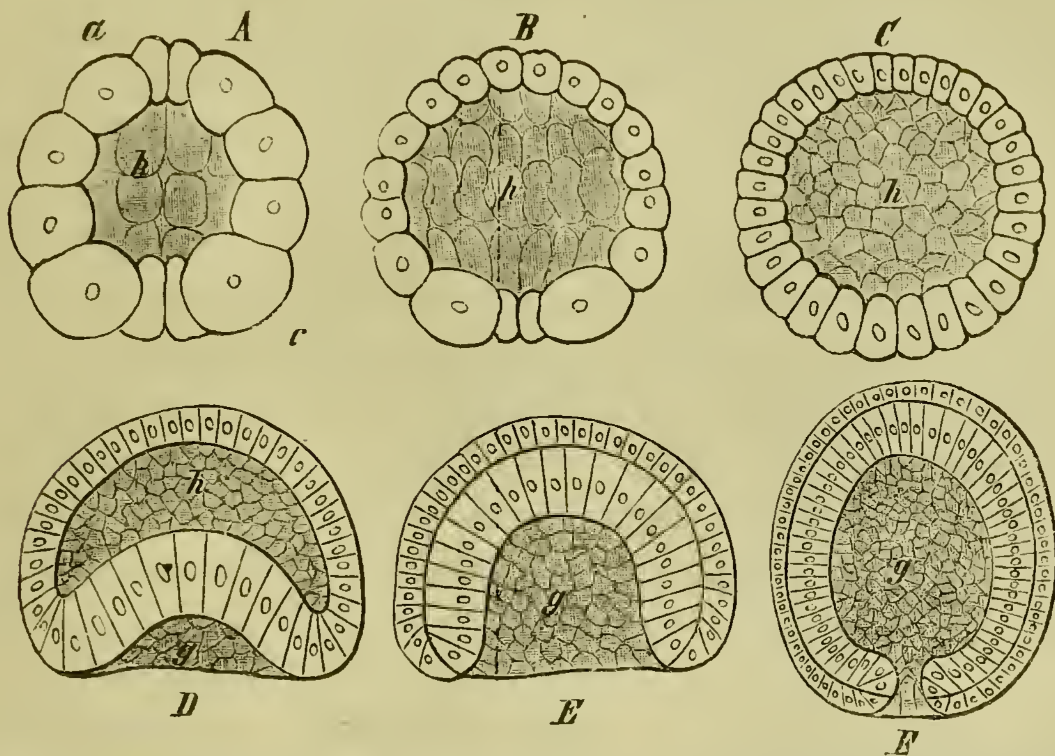


Fig. 38. **Gastrulation des Amphioxus**, nach HATSCHEK (verticale Durchschnitte durch die Ei-Axe). *A*, *B*, *C* drei Stadien der Blastula-Bildung; *D*, *E* Einstülpung der Blastula; *F* fertige Gastrula. *h* Furchungshöhle. *g* Urdarmhöhle.

schichtige Wand der kugeligen Keimblase bildet, nicht aus lauter gleichartigen und gleich grossen Zellen, wie bei *Sagitta* und *Monoxenia*; sondern die Zellen der oberen Blastoderm-Hälfte sind zahlreicher und kleiner (Mutterzellen des Exoderms), die Zellen der unteren Hälfte weniger zahlreich, aber grösser (Mutterzellen des Entoderms); mithin ist auch die Furchungshöhle der Keimblase (Fig. 38 *C, h*) nicht vollkommen kugelig, sondern ein abgeplattetes Sphäroid, mit ungleichen Polen der verticalen Axe. Während am Vegetal-Pole der Axe die Blastula eingestülpt wird, nimmt der Grössen-Unterschied der Keimhaut-Zellen beständig zu (Fig. 38

D, E); er ist am auffallendsten, nachdem die Invagination vollendet und die Furchungshöhle verschwunden ist (Fig. 38 *F*). Die grösseren vegetalen Zellen des Entoderms sind reicher an eingelagerten Körnern (Lecithellen) und daher trüber, als die kleineren und helleren animalen Zellen des Exoderms.

Aber nicht nur durch diese frühzeitige (oder cenogenetisch vorzeitige!) Sonderung der beiderlei Keimblatt-Zellen, sondern auch noch durch eine andere wichtige Eigenthümlichkeit entfernt sich die adäquale Gastrulation des *Amphioxus* von der typischen äqualen Eifurchung der *Sagitta*, der *Monoxenia* (Fig. 29) und des *Olynthus* (Fig. 36). Die reine Archigastrula dieser letzteren ist einaxig, ihr Querschnitt in der ganzen Länge kreisrund. Der Vegetal-Pol der verticalen Axe liegt genau in der Mitte des Urmundes. Bei der Gastrula des Amphioxus ist das nicht der Fall. Schon während der Einstülpung seiner Keimblase wird die ideale Axe nach einer Seite gekrümmt, indem das Wachsthum des Blastoderms (oder die Vermehrung seiner Zellen) an einer Seite lebhafter ist, als an der entgegengesetzten; die rascher wachsende und daher stärker gekrümmte Seite (Fig. 39 *v*) ist die künftige Bauchseite, die entgegengesetzte flachere ist die Rückenseite (*d*). Der Urmund, welcher ursprünglich, bei der typischen Archigastrula, am Vegetal-Pole der Hauptaxe lag, ist aus diesem auf die Rückenseite verschoben; und während seine beiden Lippen ursprünglich in einer auf der Hauptaxe senkrechten Ebene lagen, sind sie jetzt so verschoben, dass diese Ebene (die Urmund-Ebene) die Axe unter einem schiefen Winkel schneidet. Die dorsale Lippe liegt daher mehr oben und vorn, die ventrale Lippe mehr unten und hinten. In dieser letzteren, am ventralen Uebergang des Entoderms in das Exoderm liegen neben einander ein paar auffallend grosse Zellen, eine rechte und eine linke (Fig. 39 *p*); das sind die bedeutungsvollen Urmund-Polzellen, oder die „Urzellen des Mesoderms".

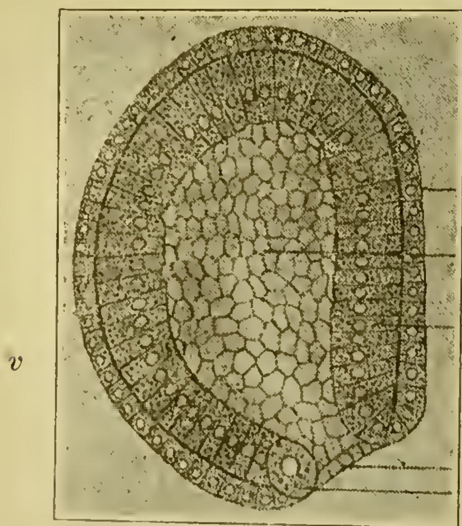


Fig. 39. Gastrula des Amphioxus in der Seiten-Ansicht von links (optischer Median-Schnitt). Nach HATSCHEK. *g* Urdarm, *u* Urmund, *p* peristomale Polzellen, *i* Entoderm, *e* Exoderm, *d* Rückenseite, *v* Bauchseite.

Durch diese wichtigen, schon im Laufe der Gastrulation auftretenden Sonderungen ist die ursprüngliche einaxige Grundform der Archi-

gastrula bei Amphioxus bereits in die dreiaxige übergegangen, und somit schon die dipleure, zweiseitige oder „bilateral-symmetrische“ Grundform des Wirbelthieres bestimmt. Die senkrechte Mittel-Ebene oder Sagittal-Ebene geht zwischen den beiden Urmund-Polzellen der Länge nach durch den Körper hindurch und theilt ihn in zwei gleiche Hälften oder Antimeren, rechte und linke. Der Urmund liegt am späteren Hinter-Ende, etwas oberhalb des Aboral-Pols der Längsaxe. Senkrecht auf dieser Hauptaxe steht in der Median-Ebene die Pfeilaxe (Sagittal-Axe) oder „Dorsoventral-Axe“, welche die Mittellinien der flachen Rückenseite und der gewölbten Bauchseite verbindet. Die horizontale Queraxe oder Lateral-Axe, senkrecht auf den beiden (ungleichpoligen) Axen, ist gleichpolig und geht quer herüber von rechts nach links. Somit zeigt bereits die Gastrula des Amphioxus die charakteristische dipleure, bilaterale oder zweiseitige Grundform des Wirbelthier-Körpers, und diese hat sich von ihr aus auf alle anderen modificirten Gastrula-Formen dieses Stammes übertragen.

Abgesehen von dieser zweiseitigen Grundform gleicht die Gastrula des Amphioxus darin der typischen Archigastrula der niederen Thiere (Fig. 30—36), dass beide primäre Keimblätter noch aus einer einzigen einfachen Zellenschicht bestehen. Offenbar ist das die älteste und ursprünglichste Form des Metazoen-Keims. Obgleich die vorher genannten Thiere den verschiedensten Klassen angehören, so stimmen sie doch unter einander und mit vielen anderen niederen Thieren darin überein, dass sie diese von ihren ältesten gemeinsamen Vorfahren überkommene palingenetische Form der Gastrulabildung durch conservative Vererbung bis auf den heutigen Tag beibehalten haben. Bei der grossen Mehrzahl der Thiere ist das aber nicht der Fall. Vielmehr ist bei diesen der ursprüngliche Vorgang der Keimung im Laufe vieler Millionen Jahre allmählich mehr oder minder abgeändert, durch Anpassung an neue Entwickelungs-Bedingungen gestört und modificirt worden. Sowohl die Eifurchung als auch die darauf folgende Gastrulation haben in Folge dessen ein mannichfach verschiedenes Aussehen gewonnen. Ja, die Verschiedenheiten sind im Laufe der Zeit so bedeutend geworden, dass man bei den meisten Thieren die Furchung nicht richtig gedeutet und die Gastrula überhaupt nicht erkannt hat. Erst durch ausgedehnte vergleichende Untersuchungen, welche ich vor längerer Zeit (in den Jahren 1866—1875) bei Thieren der verschiedensten Klassen angestellt habe, ist es mir gelungen, in jenen anscheinend so abweichenden Keimungs-Processen

denselben gemeinsamen Grundvorgang nachzuweisen und alle verschiedenen Keimungsformen auf die eine, bereits beschriebene, ursprüngliche Form der Keimung zurückzuführen. Im Gegensatze zu dieser primären palingenetischen Keimungsform betrachte ich alle übrigen, davon abweichenden Formen als secundäre, abgeänderte oder cenogenetische. Die mehr oder minder abweichende Gastrula-Form, welche daraus hervorgeht, kann man allgemein als secundäre, modificirte Gastrula odor Metagastrula bezeichnen.

Unter den zahlreichen und mannichfaltigen cenogenetischen Formen der Eifurchung und Gastrulation unterscheide ich wieder drei verschiedene Hauptformen: 1) die ungleichmässige Furchung (*Segmentatio inaequalis*, Taf. II, Fig. 7—17); 2) die scheibenförmige Furchung (*Segmentatio discoidalis*, Taf. III, Fig. 18—24) und 3) die oberflächliche Furchung (*Segmentatio superficialis*, Taf. III, Fig. 25—30). Aus der ungleichmässigen Furchung entsteht die Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*, Taf. II, Fig. 11 und 17); aus der scheibenförmigen Furchung geht die Scheiben-Gastrula hervor (*Discogastrula*, Taf. III, Fig. 24); aus der oberflächlichen Furchung entwickelt sich die Blasen-Gastrula (*Perigastrula*, Taf. III, Fig. 29). Bei den Wirbelthieren, die uns hier zunächst interessiren, kommt die letztere Form gar nicht vor; diese ist dagegen die gewöhnlichste bei den Gliederthieren (Krebsen, Spinnen, Insecten u. s. w.). Die Säugethiere und Amphibien besitzen die ungleichmässige Furchung und die Hauben-Gastrula; ebenso die Schmelzfische (Ganoiden) und die Rundmäuler (Pricken und Inger). Hingegen finden wir bei den meisten Fischen und bei allen Reptilien und Vögeln die scheibenförmige Furchung und die Scheiben-Gastrula. (Vergl. die III. Tabelle.)

Der weitaus wichtigste Vorgang, welcher die verschiedenen cenogenetischen Formen der Gastrulation bedingt, ist die veränderte Ernährung des Eies und die Anhäufung von Nahrungsdotter in der Eizelle. Unter diesem Begriffe fassen wir verschiedene chemische Substanzen zusammen (haupsächlich Körner von Eiweiss- und Fett-Körpern), welche ausschliesslich als Nahrungs-Material für den Keim dienen. Da der Keim der Metazoen in der ersten Zeit seiner Entwickelung noch nicht im Stande ist, selbstständig sich Nahrung zu verschaffen, und daraus den Thierkörper aufzubauen, muss das nöthige Material dazu bereits in der Eizelle aufgespeichert sein. Wir unterscheiden daher in den Eiern allgemein als zwei Hauptbestandtheile den activen Bildungsdotter (*Protoplasma* oder *Vitellus formativus*) und den passiven

Nahrungsdotter (*Deutoplasma* oder *Vitellus nutritivus*, auch schlechtweg „Dotter“, *Lecithus*, genannt). Bei den kleinen palingenetischen Eiern, deren Furchung wir vorher untersucht haben, sind die Dotterkörnchen so klein und so gleichmässig im Protoplasma der Eizelle vertheilt, dass die regelmässige wiederholte Theilung derselben dadurch nicht beeinflusst wird. Bei der grossen Mehrzahl der Thier-Eier hingegen ist die Masse des Dotter-Vorraths mehr oder weniger ansehnlich, und derselbe ist in einem bestimmten Theile der Eizelle angehäuft, so dass man schon am unbefruchteten Ei diese „Proviantkammer“ von dem Bildungsdotter deutlich unterscheiden kann. Gewöhnlich tritt dann eine polare Differenzirung der Eizelle in der Weise ein, dass eine Hauptaxe an derselben sichtbar wird, und dass der Bildungsdotter (mit dem Keimbläschen) an einem Pole, der Nahrungsdotter hingegen am entgegengesetzten Pole dieser Eiaxe sich anhäuft; ersterer heisst dann der animale Pol, letzterer der vegetale Pol der Eiaxe.

Bei solchen „telolecithalen Eiern“ (z. B. bei den Cyclostomen und Amphibien, Taf. II, Fig. 7—11) erfolgt dann allgemein die Gastrulation in der Weise, dass bei der wiederholten Theilung des befruchteten Eies die animale (gewöhnlich obere) Hälfte sich rascher theilt als die vegetale (untere). Die Contractionen des activen Protoplasma, welche die fortgesetzte Zelltheilung bewirken, finden in der unteren vegetalen Hälfte grösseren Widerstand des passiven Deutoplasma, als in der oberen animalen Hälfte. Daher finden wir in der letzteren zahlreichere, aber kleinere, in der ersteren weniger zahlreiche, aber grössere Zellen. Die animalen Zellen liefern das äussere, die vegetalen das innere Keimblatt.

Obgleich diese „ungleichmässige Furchung“ der Rundmäuler, Ganoiden und Amphibien von der ursprünglichen „gleichmässigen Furchung“ (z. B. der Monoxenia, Fig. 29) sich auf den ersten Blick unterscheidet, haben doch beide Arten der Gastrulation das gemein, dass der Theilungs-Process fortdauernd die ganze Eizelle betrifft; Remak nannte sie daher totale Eifurchung und die betreffenden Eier holoblastisch. Anders verhält es sich bei der zweiten Hauptgruppe der Eier, welche er jenen als meroblastische gegenüberstellte; dazu gehören die bekannten grossen Eier der Vögel und Reptilien, sowie der meisten Fische. Die träge Masse des passiven Nahrungsdotters wird hier so gross, dass die Protoplasma-Contractionen des activen Bildungsdotters ihre Theilung nicht mehr zu bewältigen vermögen. Es erfolgt daher nur eine partielle Eifurchung. Während das Protoplasma im animalen

Bezirk der Eizelle sich unter lebhafter Vermehrung der Kerne fortdauernd theilt, bleibt das Deutoplasma im vegetalen Bezirk mehr oder weniger ungetheilt; es wird einfach als Nahrungsmaterial von den sich bildenden Zellen aufgezehrt. Je grösser die Masse des angehäuften Proviants, desto mehr erscheint der Furchungs-Process local beschränkt. Jedoch kann derselbe noch lange Zeit (selbst nachdem schon die Gastrulation mehr oder weniger vollendet ist) in der Weise fortdauern, dass die im Deutoplasma vertheilten vegetalen Zellkerne sich durch Theilung langsam vermehren; da jeder derselben von einer geringen Menge Protoplasma umhüllt ist, kann er sich später eine Portion des Nahrungsdotters aneignen und so eine wahre „Dotterzelle" bilden (Merocyten). Wenn diese vegetale Zellbildung sich noch längere Zeit fortsetzt, nachdem bereits die beiden primären Keimblätter gesondert sind, bezeichnet man den Process als „Nachfurchung" (Waldeyer).

Die meroblastischen Eier (Taf. III) finden sich bloss bei grösseren und höher entwickelten Thieren, und nur bei solchen, deren Embryo längere Zeit und reichliche Ernährung zu seiner Entwickelung innerhalb der Eihüllen bedarf. Je nachdem der Nahrungsdotter central im Innern der Eizelle oder excentrisch, an einer Seite derselben, angehäuft ist, unterscheiden wir zwei Gruppen von theilfurchenden Eiern, periblastische und discoblastische. Bei den ersteren, den periblastischen Eiern, ist der Nahrungsdotter central, im Innern der Eizelle eingeschlossen (daher sie auch „centrolecithale Eier" genannt werden); der Bildungsdotter umgiebt ersteren blasenförmig und daher erfährt derselbe eine oberflächliche oder superficiale Furchung; eine solche findet sich im Stamme der Gliederthiere, bei den Krebsen, Spinnen, Insecten u. s. w. (Taf. III, Fig. 25—30). Bei den discoblastischen Eiern hingegen häuft sich der Nahrungsdotter einseitig, am vegetalen oder unteren Pole der senkrechten Ei-Axe an, während am oberen oder animalen Pole der Eikern und die Hauptmasse des Bildungsdotters liegt (daher solche Eier auch telolecithale genannt werden). Die Eifurchung beginnt hier am oberen Pole und führt zur Bildung einer dorsalen Keimscheibe. Das ist der Fall bei allen meroblastischen Wirbelthieren, bei den meisten Fischen, den Reptilien und Vögeln, und den eierlegenden Säugethieren (Schnabelthieren oder Monotremen).

Die Gastrulation der discoblastischen Eier, die uns hier zunächst interessirt, bietet der mikroskopischen Untersuchung und der einheitlichen Erkenntniss ausserordentliche Schwierig-

keiten dar. Diese zu überwinden ist erst den vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen gelungen, welche zahlreiche ausgezeichnete Beobachter während des letzten Decenniums angestellt haben; vor Allen die Gebrüder Hertwig, Rabl, Kupffer, Selenka, Rückert, Goette, Rauber u. A. Diese eingehenden und sorgfältigen, mit Hülfe der vervollkommneten modernen Technik (Färbungs- und Schnitt-Methoden) ausgeführten Untersuchungen haben in erfreulichster Weise die Anschauungen bestätigt, welche ich zuerst 1875 in meiner Abhandlung über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“ ausgeführt hatte. Da das klare Verständniss dieser phylogenetisch begründeten Anschauungen nicht allein für die Entwickelungs-Geschichte im Allgemeinen, sondern auch für die Anthropogenie im Besonderen von fundamentaler Bedeutung ist, gestatte ich mir dieselben hier nochmals kurz mit Beziehung auf den Vertebraten-Stamm zusammenzufassen:

1. Alle Wirbelthiere, mit Inbegriff des Menschen, sind phylogenetisch verwandt, Glieder eines einzigen natürlichen Stammes. 2. Daher müssen auch die ontogenetischen Grundzüge ihrer individuellen Entwickelung phylogenetisch zusammenhängen. 3. Da die Gastrulation des Amphioxus die einfachsten Verhältnisse in der ursprünglichen palingenetischen Form zeigt, muss diejenige der übrigen Wirbelthiere sich von der ersteren ableiten lassen. 4. Die cenogenetischen Abänderungen der letzteren werden um so bedeutender, je mehr Nahrungsdotter sich im Ei ansammelt. 5. Obgleich die Masse des Nahrungsdotters in den Eiern der discoblastischen Wirbelthiere sehr gross werden kann, geht doch in allen Fällen aus der Morula ebenso eine Keimblase oder Blastula hervor, wie bei den holoblastischen Eiern. 6. Ebenso entsteht in allen Fällen aus der Keimblase durch Einstülpung oder Invagination die Gastrula. 7. Die Höhle, welche durch diese Einstülpung im Keim entsteht, ist in allen Fällen der Urdarm (Progaster) und seine Oeffnung der Urmund (Prostoma). 8. Der Nahrungsdotter, gleichviel ob gross oder klein, liegt stets in der Bauchwand des Urdarms; die Zellen, welche nachträglich (durch „Nachfurchung“) in demselben entstehen können (Merocyten), gehören ebenso dem inneren Keimblatt oder Endoblast an, wie die Zellen, welche die Urdarmhöhle unmittelbar einschliessen. 9. Der Urmund, welcher ursprünglich unten am Basal-Pol der verticalen Ei-Axe liegt, wird durch das Dotter-Wachsthum nach hinten und dann nach oben, auf die Dorsal-Seite des Keimes gedrängt; die verticale Axe des Urdarms wird dadurch allmählich in horizontale Lage gedrängt. 10. Der

Urmund kommt bei allen Wirbelthieren früher oder später zum Verschlusse und geht nicht in die bleibende Mundöffnung über; vielmehr entspricht der Urmund-Rand, das „Properistom", der späteren After-Gegend. Von dieser bedeutungsvollen Stelle geht weiterhin die Bildung des mittleren Keimblattes aus, das von hier aus zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwächst.

Die ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen der vorher erwähnten Forscher haben ferner ergeben, dass bei den discoblastischen höheren Wirbelthieren (den drei Amnioten-Klassen) der lange vergeblich gesuchte „Urmund" der Keimscheibe überall an deren Hinterende sich findet und nichts Anderes ist, als die längst bekannte „Primitivrinne". Das ist eine in der hinteren Rückenfläche der scheibenförmigen Gastrula gelegene Rinne, die früher irrthümlich mit dem Hintertheil des Medullar-Rohrs verwechselt wurde. Allerdings steht sie mit diesem eine Zeitlang in directem Zusammenhang (durch den später zu besprechenden *Canalis neuroentericus*); allein ursprünglich ist sie nach Anlage und Bedeutung ganz davon verschieden. Die beiden parallelen Längswülste, welche diese schmale, in der Mittellinie gelegene „Primitivrinne" einschliessen, sind die beiden Urmund-Lippen, rechte und linke. Der Urmund, der ursprünglich (bei den holoblastischen Wirbelthieren) eine kleine kreisrunde Oeffnung ist, ändert also (in Folge der wachsenden Anhäufung des Nahrungsdotters und der dadurch bedingten Ausdehnung der Bauchwand des Urdarms) nicht allein seine Lage und Richtung, sondern auch seine Gestalt und Ausdehnung. Er verwandelt sich zunächst in eine sichelförmige Querspalte („Sichelrinne"), an der wir eine ventrale (untere) und eine dorsale (obere) Urmundlippe unterscheiden. Die breite Querspalte wird aber bald schmäler und verwandelt sich in eine Längsspalte (ähnlich einer „Hasenscharte"), indem rechte und linke Hälfte der „Sichelrinne" (die sogenannten „Sichelhörner") sich verkürzen, der Mitteltheil sich nach vorn verlängert, und indem die beiden Hälften der dorsalen Oberlippe nach vorn auswachsen; indem letztere sich später in der Medianlinie berühren, bilden sie den wichtigen sogenannten „Primitiv-Streif".

Die Gastrulation lässt sich somit bei allen Wirbelthieren auf einen und denselben Vorgang zurückführen. Ebenso lassen sich auch die verschiedenen Formen derselben bei den wirbellosen Metazoen immer auf eine von jenen vier Hauptformen der Eifurchung reduciren. Mit Bezug auf die Unterscheidung der totalen und

partiellen Eifurchung stellt sich das Verhältniss der vier Furchungs-Formen zu einander folgendermaassen:

I. Palingenetische (ursprüngliche) Furchung	1. Gleichmässige Furchung (Glocken-Gastrula).	A. Totale Furchung (ohne selbstständigen Nahrungsdotter).
II. Cenogenetische (durch Anpassung abgeänderte) Furchung.	2. Ungleichmässige Furchung (Hauben-Gastrula).	
	3. Scheibenartige Furchung (Scheiben-Gastrula).	B. Partielle Furchung (mit selbstständigem Nahrungsdotter).
	4. Oberflächliche Furchung (Blasen-Gastrula).	

Die niedersten Metazoen, welche wir kennen, nämlich die niederen Pflanzenthiere (Spongien, einfachste Polypen u. s. w.), bleiben zeitlebens auf einer Bildungsstufe stehen, welche von der Gastrula nur sehr wenig verschieden ist; ihr ganzer Körper ist nur aus zwei Zellenschichten oder Blättern zusammengesetzt. Diese Thatsache ist von ausserordentlicher Bedeutung. Denn wir sehen, dass der Mensch, und überhaupt jedes Wirbelthier, rasch vorübergehend ein zweiblätteriges Bildungsstadium durchläuft, welches bei jenen niedersten Pflanzenthieren zeitlebens erhalten bleibt. Wenn wir hier wieder unser biogenetisches Grundgesetz anwenden, so gelangen wir sofort zu folgendem hochwichtigen Schlusse: „Der Mensch und alle anderen Thiere, welche in ihrer ersten individuellen Entwickelungs-Periode eine zweiblätterige Bildungsstufe oder eine Gastrula-Form durchlaufen, müssen von einer uralten einfachen Stammform abstammen, deren ganzer Körper zeitlebens (wie bei den niedersten Pflanzenthieren noch heute) nur aus zwei verschiedenen Zellenschichten oder Keimblättern bestanden hat.“ Wir wollen diese bedeutungsvolle uralte Stammform, auf welche wir später ausführlich zurückkommen müssen, vorläufig Gastraea (d. h. Urdarmthier) nennen [24].

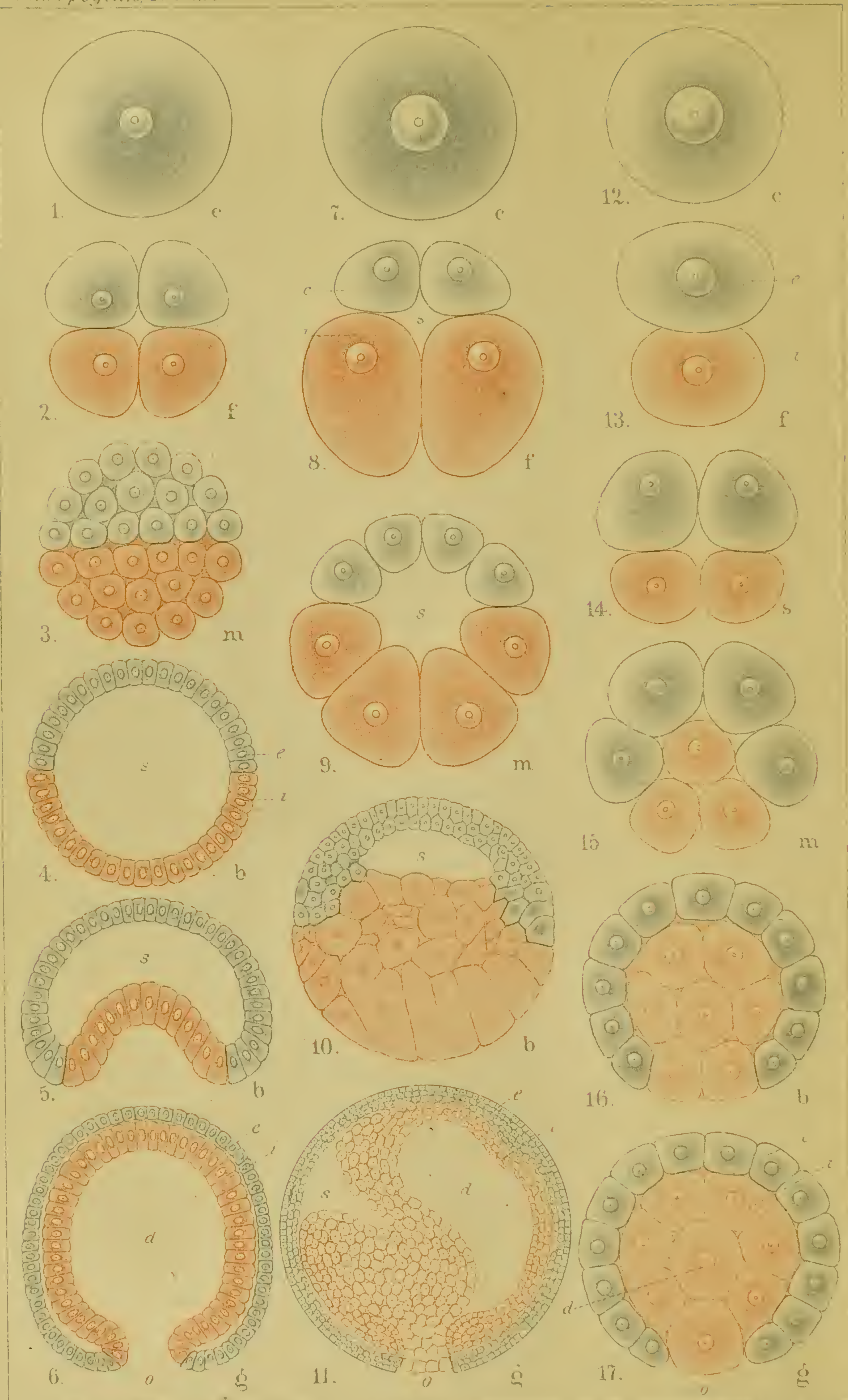
Nach dieser Gastraea-Theorie ist ein Organ bei allen vielzelligen Thieren ursprünglich von derselben morphologischen und physiologischen Bedeutung: der Urdarm; und ebenso müssen auch die beiden primären Keimblätter, welche die Wand des Urdarms bilden, überall als gleichbedeutend oder „homolog“ angesehen werden. Diese wichtige „Homologie der beiden primären Keimblätter“ wird einerseits dadurch bewiesen, dass überall die Gastrula ursprünglich auf dieselbe Weise entsteht, nämlich durch Einstülpung der Blastula; und anderseits dadurch, dass überall die-

selben fundamentalen Organe aus den beiden Keimblättern hervorgehen. Ueberall bildet das äussere oder animale Keimblatt, das Hautblatt oder Exoderm, die wichtigsten Organe des animalen Lebens: Hautdecke, Nervensystem, Sinnesorgane u. s. w. Hingegen entstehen aus dem inneren oder vegetativen Keimblatt, aus dem Darmblatt oder Entoderm, die wichtigsten Organe des vegetativen Lebens: die Organe der Ernährung, Verdauung, Blutbildung u. s. w.

Bei denjenigen niederen Pflanzenthieren, deren ganzer Körper zeitlebens auf der zweiblättrigen Bildungsstufe stehen bleibt, bei den Gastraeaden, den einfachsten Spongien (*Olynthus*) und Polypen (*Hydra*), bleiben auch diese beiden Functions-Gruppen, animale und vegetative Leistungen, scharf auf die beiden einfachen primären Keimblätter vertheilt. Zeitlebens behält hier das äussere oder animale Keimblatt die einfache Bedeutung einer umhüllenden Decke (einer Oberhaut) und vollzieht zugleich die Bewegungen und Empfindungen des Körpers. Hingegen die innere Zellenschicht oder das vegetative Keimblatt besitzt zeitlebens die einfache Bedeutung des Darmepitheliums, einer ernährenden Darmzellenschicht und liefert ausserdem häufig noch die Fortpflanzungszellen [40]).

Das bekannteste von diesen Gastraeaden oder „Gastrula-ähnlichen Thieren" ist der gemeine Süsswasser-Polyp (*Hydra*). Allerdings besitzt dieses einfachste aller Nesselthiere noch einen Kranz von Tentakeln oder Fangfäden, welcher den Mund umgiebt. Auch ist das äussere Keimblatt bereits etwas histologisch differenzirt. Aber diese Zuthaten sind erst secundär entstanden, und das innere Keimblatt ist eine ganz einfache Zellenschicht geblieben. In der Hauptsache hat auch die Hydra den einfachen Körperbau unserer uralten Stamm-Mutter *Gastraea* bis auf den heutigen Tag durch zähe Vererbung getreu conservirt (vergl. den XIX. Vortrag).

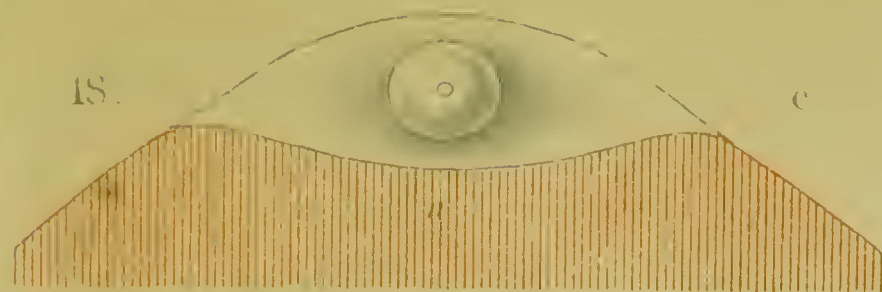
Bei allen übrigen Thieren, und namentlich bei allen Wirbelthieren, erscheint die Gastrula nur als ein rasch vorüber gehender Keim-Zustand. Hier verwandelt sich vielmehr bald das zweiblättrige Stadium der Keimanlage zunächst in ein dreiblättriges und dann in ein vierblättriges Stadium. Mit dem Zustandekommen von vier übereinander liegenden Keimblättern haben wir dann vorläufig wieder einen festen und sicheren Standpunkt gewonnen, von welchem aus wir die weiteren, viel schwierigeren und verwickelteren Vorgänge der Ausbildung beurtheilen und verfolgen können (X. Vortrag: Coelom-Theorie).

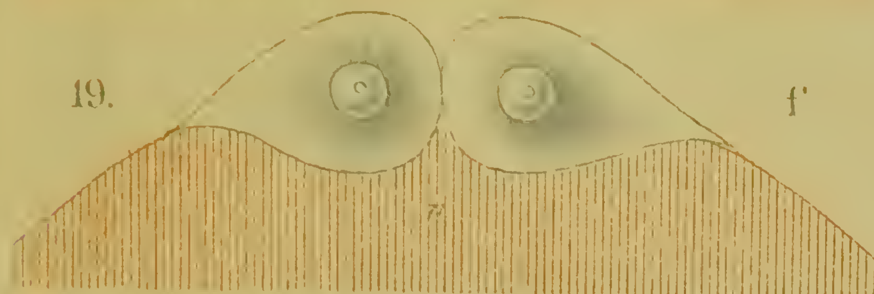


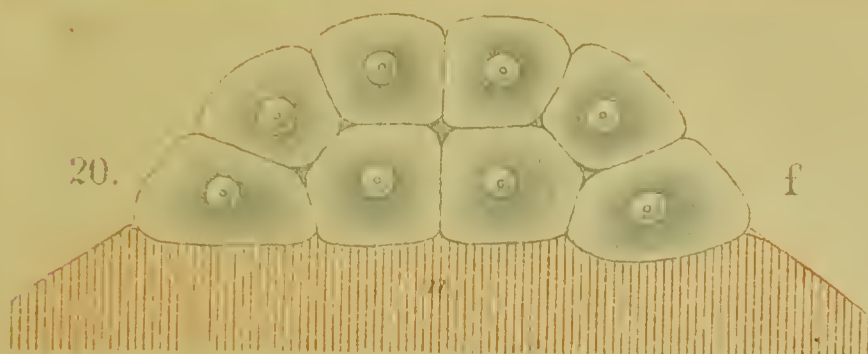
E. Haeckel del.

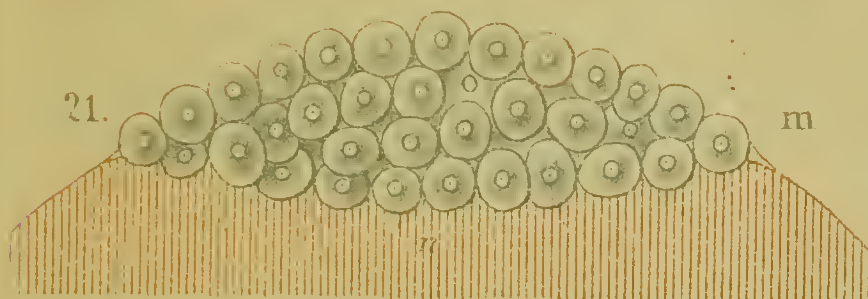
Wurm · Frosch · Säugethier

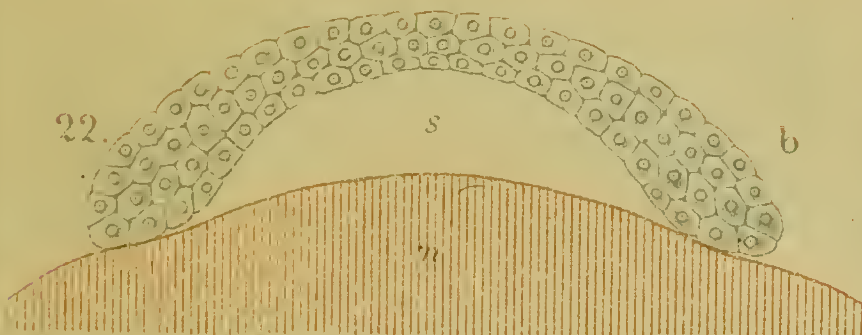
Gastrulation.

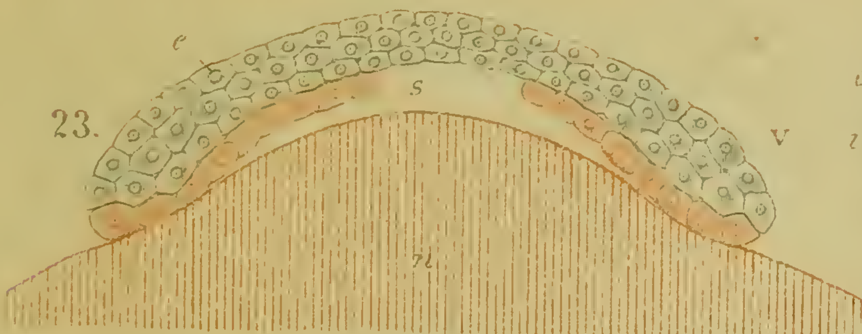


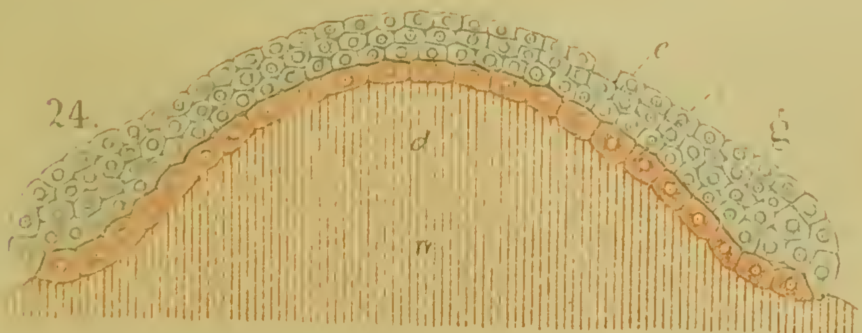




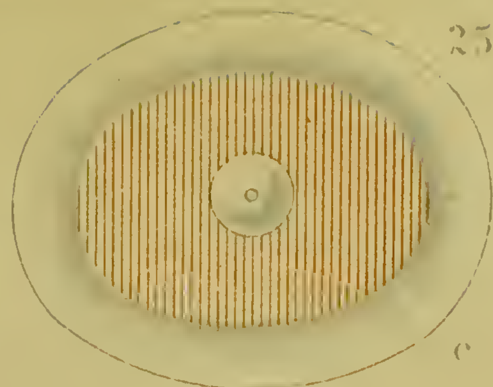


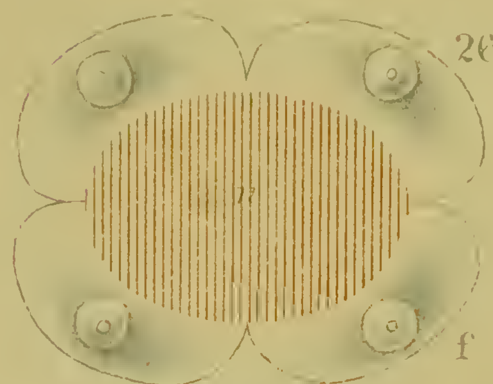


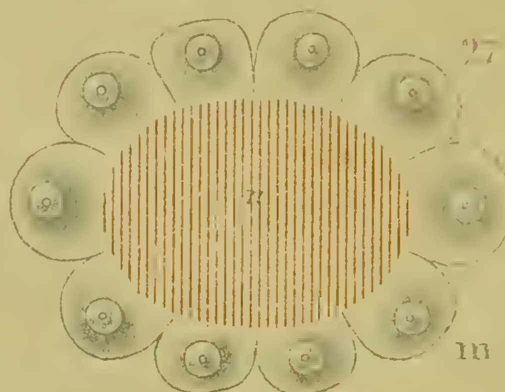


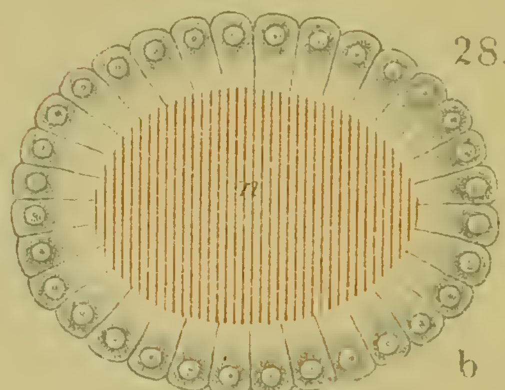


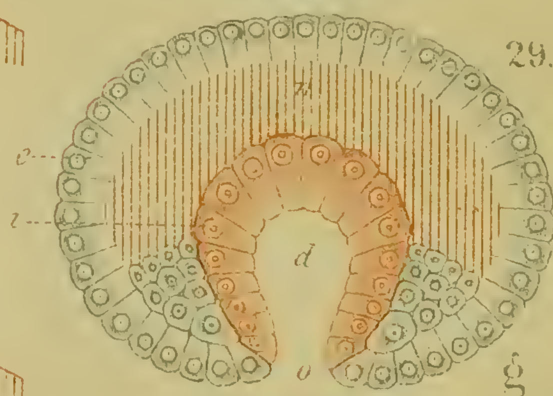
Fisch













Krebs

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Erklärung von Tafel II und III.

Eifurchung und Gastrulabildung.

Die beiden Tafeln II und III sollen die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrulation der Thiere an schematischen Durchschnitten erläutern. Taf. II zeigt holoblastische Eier (mit totaler Furchung); Taf. III meroblastische Eier (mit partieller Furchung). Die animale Hälfte der Eier (Exoderm) ist durch graue, die vegetale Hälfte (Entoderm nebst Nahrungsdotter) durch rothe Farbe angedeutet. Der Nahrungsdotter ist senkrecht schraffirt. Alle Schnitte sind senkrechte Meridianschnitte (durch die Urdarm-Axe). Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *c* Stammzelle (*cytula*). *f* Furchungszellen (*segmentella* oder *blastomera*). *m* Maulbeerkeim (*morula*). *b* Blasenkeim (*blastula*). *g* Becherkeim (*gastrula*). *s* Furchungshöhle (*blastocoelon*). *d* Urdarmhöhle (*progaster*). *o* Urmund (*prostoma*). *n* Nahrungsdotter (*lecithus*). *i* Darmblatt (*entoderma*). *e* Hautblatt (*exoderma*).

Fig. 1—6. **Gleichmässige oder aequale Eifurchung** eines niederen Metazoon (*Sagitta*, *Ascidia*). Fig. 1. Stammzelle (Cytula). Fig. 2. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 3. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 4. Blasenkeim (Blastula). Fig. 5. Derselbe in Einstülpung oder Invagination (Depula). Fig. 6. Glocken-Gastrula (Archigastrula).

Fig. 7—11. **Ungleichmässige oder inäquale Eifurchung** eines Amphibiums (Frosch). Fig. 7. Stammzelle (Cytula). Fig. 8. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 9. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 10. Blasenkeim (Blastula). Fig. 11. Hauben-Gastrula (Amphigastrula).

Fig. 12. **Ungleichmässige oder inäquale Eifurchung** eines Säugethieres (Kaninchen). Fig. 12. Stammzelle (Cytula). Fig. 13. Furchungsstufe mit zwei Furchungszellen (*e* Mutterzelle des Exoderm, *i* Mutterzelle des Entoderm). Fig. 14. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 15. Beginnende Einstülpung des Blasenkeims. Fig. 16. Weiter vorgeschrittene Einstülpung. Fig. 17. Hauben-Gastrula (Amphigastrula).

Fig. 18—24. **Scheibenartige oder discoidale Eifurchung** eines Knochenfisches (Labrus Cottus?). Der grösste Theil des Nahrungsdotters (*n*) ist weggelassen. (Vergl. Fig. 54—59, S. 201—204). Fig. 18. Stammzelle (Cytula). Fig. 19. Furchungsstufe mit zwei Zellen. Fig. 20. Furchungsstufe mit 32 Zellen. Fig. 21. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 22. Blasenkeim (Blastula). Fig. 23. Derselbe in Einstülpung begriffen (Depula). Fig. 24. Scheiben-Gastrula (Discogastrula).

Fig. 25—30. **Oberflächliche oder superficiale Eifurchung** eines Krebses (Peneus). Fig. 25. Stammzelle (Cytula). Fig. 26. Furchungsstufe mit acht Zellen (nur vier sind sichtbar). Fig. 27. Furchungsstufe mit 32 Zellen. Fig. 28. Maulbeerkeim (Morula) und zugleich Blasenkeim (Blastula). Fig. 29. Blasen-Gastrula (Perigastrula). Fig. 30. Uebergang der Perigastrula in den Nauplius-Keim; vor dem Urdarm (*d*) hat sich durch Einstülpung von aussen die Schlundhöhle gebildet.

(Vergl. die folgenden Tabellen III—VI.)

Dritte Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrula-Bildung der Thiere.

Die Thier-Stämme sind durch die Buchstaben *a—g* bezeichnet: *a* Pflanzenthiere. *b* Wurmthiere. *c* Weichthiere. *d* Sternthiere. *e* Gliederthiere. *f* Mantelthiere. *g* Wirbelthiere.

I. Vollständige Furchung *Segmentatio totalis* Holoblastische Eier.	**I. Ursprüngliche Furchung** (*Segmentatio aequalis*). Archiblastische Eier. **Glocken-Gastrula** (*Archigastrula*). Taf. II, Fig. 1—6.	*a* Viele niedere Pflanzenthiere (Schwämme, Hydrapolypen, Medusen, niedere Korallen). *b.* Viele niedere Wurmthiere (Sagitta, Phoronis, viele Nematoden u. s. w. Terebratula, Argiope, Pisidium). *c.* Einige niedere Weichthiere. *d* Viele Sternthiere (Echinodermen). *e.* Wenige niedere Gliederthiere (einige Branchiopoden, Copepoden; Tardigraden, Pteromalinen). *f.* Viele Mantelthiere. *g.* Die Schädellosen (Amphioxus).
Gastrula ohne gesonderten Nahrungsdotter. *Hologastrula.*	**II. Ungleichmässige Furchung** (*Segmentatio inaequalis*). Amphiblastische Eier. **Hauben-Gastrula** (*Amphigastrula*). Taf. II, Fig. 7—17.	*a.* Zahlreiche Pflanzenthiere (viele Schwämme, Medusen, Korallen, Siphonophoren, Ctenophoren). *b.* Die meisten Würmer. *c.* Die meisten Weichthiere. *d.* Viele Sternthiere (Lebendig gebärende Arten und einige andere). *e.* Einige niedere Gliederthiere (sowohl Crustaceen, als Tracheaten). *f.* Viele Mantelthiere. *g.* Cyclostomen, Ganoidfische, Amphibien, Säugethiere (ausgeschlossen die Monotremen).
II. Unvollständige Furchung. *Segmentatio partialis.* Meroblastische Eier.	**III. Scheibenförmige Furchung** (*Segmentatio discoidalis*). Discoblastische Eier. **Scheiben-Gastrula** (*Discogastrula*). Taf. III, Fig. 18—24.	*c.* Tintenfische oder Cephalopoden. *e.* Manche Gliederthiere, Asseln, Skorpione u. A. *g.* Urfische, Knochenfische, Reptilien, Vögel, Monotremen.
Gastrula mit gesondertem Nahrungsdotter *Merogastrula.*	**IV. Oberflächliche Furchung** (*Segmentatio superficialis*). Periblastische Eier. **Blasen-Gastrula** (*Perigastrula*). Taf. III, Fig. 25—30.	*e.* Die grosse Mehrzahl der Gliederthiere (Crustaceen, Myriapoden, Arachniden, Insecten).

Vierte Tabelle.

Uebersicht über die vier ersten Keimungs-Stufen der Thiere mit Rücksicht auf die vier verschiedenen Hauptformen der Eifurchung.

A. Vollständige Eifurchung. (*Segmentatio totalis*).		B. Unvollständige Eifurchung. (*Segmentatio partialis*).	
a. Ursprüngliche oder primordiale Eifurchung	b. Ungleichmässige oder inaequale Eifurchung.	c Scheibenartige oder discoidale Eifurchung	d. Oberflächliche oder superficiale Eifurchung.
Beispiele: *Monoxenia.* *Sagitta.* *Amphioxus.*	Beispiele: Cyclostomen. Amphibien. Säugethiere.	Beispiele: Fische. Reptilien. Vögel.	Beispiele: Crustaceen. Arachniden. Insecten.
I a. **Archicytula.** Archiblastische Stammzelle (Taf. II, Fig. 1). Eine einfache Zelle, in der Bildungsdotter und Nahrungsdotter nicht getrennt sind.	I b. **Amphicytula.** Amphiblastische Stammzelle (Taf. II, Fig. 7, 12). Eine einaxige Zelle, die am animalen Pole Bildungsdotter, und am vegetalen Pole Nahrungsdotter enthält, beide nicht scharf getrennt.	I c. **Discocytula.** Discoblastische Stammzelle (Taf. III, Fig. 18). Eine sehr grosse einaxige Zelle, die am animalen Pole Bildungsdotter, am vegetalen Pole Nahrungsdotter enthält, beide scharf getrennt.	I d. **Pericytula.** Periblastische Stammzelle. (Taf. III, Fig. 25). Eine grosse Zelle, die an der Peripherie Bildungsdotter, im Centrum Nahrungsdotter enthält.
II a. **Archimorula** (Taf. II, Fig. 3). Ein solider, meist kugeliger Haufen von lauter gleichartigen Zellen.	II b. **Amphimorula** (Taf. II, Fig. 9). Ein rundlicher Haufen aus zweierlei Zellen gebildet, kleineren am animalen Pole, grösseren am vegetalen Pole.	II c. **Discomorula** (Taf. III, Fig. 21). Eine flache Scheibe aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, auf dem animalen Pole des Nahrungsdotters.	II d. **Perimorula** (Taf. III, Fig. 27). Eine geschlossene Blase; eine Zellenschicht umschliesst den ganzen centralen Nahrungsdotter, welcher in Theilung begriffene Kerne einschliesst.
III a. **Archiblastula** (Taf. II, Fig. 4). Eine hohle (meist kugelige) Blase, deren Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen besteht.	III b. **Amphiblastula** (Taf. II, Fig. 10). Eine rundliche Blase, deren Wand am animalen Pole aus kleinen, am vegetalen Pole aus grossen Zellen besteht.	III c. **Discoblastula** (Taf. III, Fig. 22). Eine rundliche Blase, deren kleinere Hemisphäre aus den Furchungszellen, deren grössere aus dem Nahrungsdotter besteht.	III d **Periblastula** (Taf. III, Fig. 28). Eine geschlossene Blase; eine Zellenschicht umschliesst den ganzen centralen Nahrungsdotter; alle Kerne sind an die Oberfläche gerückt.
IV a. **Archigastrula.** Glocken-Gastrula (Taf. II, Fig 6). Fig. 30—36, S. 161. Urdarm leer, ohne Nahrungsdotter. Primäre Keimblätter einschichtig.	IV b. **Amphigastrula.** Hauben-Gastrula. (Taf. II, Fig. 11, 17) Fig. 44, 48, S 193, Urdarm theilweis von gefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Keimblätter oft mehrschichtig.	IV c. **Discogastrula.** Scheiben-Gastrula (Taf. III, Fig. 24) Fig. 54—59, S. 201—204. Urdarm von ungefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Flache Keimscheibe.	IV d. **Perigastrula.** Blasen-Gastrula (Taf. III, Fig. 29). Furchungshöhle von ungefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Urdarm oberflächlich.

Fünfte Tabelle.

Uebersicht über einige der wichtigsten Variationen im Rhythmus der Eifurchung.

(Nur die erste Spalte (Sagitta) zeigt den ursprünglichen, palingenetischen Rhythmus der Furchung, in regelmässiger geometrischer Progression. Alle übrigen Spalten zeigen abgeleitete, cenogenetische Modificationen. *c* = Stammzelle. *s* = Furchungszellen. *e* = Exoderm-Zellen. *i* = Entoderm-Zellen.)

I. Pfeilwurm (Sagitta)	II. Amphibium (Frosch.)	III. Säugethier (Kaninchen.)	IV. Schnecke (Trochus).	V. Wurm (Fabricia).	VI. Wurm (Cyglogena).
1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*
2 *s*	2 *s*	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)	2 *s*	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)
4 *s*	4 *s*	4 *s* (2 *e* + 2 *i*)	4 *s*	3 *s* (2 *e* + 1 *i*)	3 *s* (2 *e* — 1 *i*)
8 *s*	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	5 *s* (4 *e* + 1 *i*)	4 *s* 3 *e* + 1 *i*)
	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	6 *s* (4 *e* + 2 *i*)	5 *s* (4 *e* + 1 *i*)
16 *s*	16 *s* (8 *e* + 8 *i*)	16 *s* (8 *e* + 8 *i*)	20 *s* (16 *e* + 4 *i*)	10 *s* (8 *e* + 2 *i*)	6 *s* (5 *e* + 1 *i*)
	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	11 *s* (8 *e* + 3 *i*)	7 *s* (6 *e* + 1 *i*)
32 *s*	32 *s* (16 *e* + 16 *i*)	32 *s* (16 *e* + 16 *i*)	40 *s* (32 *e* + 8 *i*)	19 *s* (16 *e* + 3 *i*)	8 *s* (7 *e* + 1 *i*)
	48 *s* (32 *e* + 16 *i*)	48 *s* (32 *e* + 16 *i*)	44 *s* (32 *e* + 12 *i*)	21 *s* (16 *e* + 5 *i*)	9 *s* (8 *e* + 1 *i*)
64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	76 *s* (64 *e* + 12 *i*)	37 *s* (32 *e* + 5 *i*)	10 *s* (9 *e* + 1 *i*).
	96 *s* (64 *e* + 32 *i*)	96 *s* (64 *e* + 32 *i*)	84 *s* (64 *e* + 20 *i*)	38 *s* (32 *e* + 6 *i*)	
128 *s* (64 *e* + 64 *i*)	160 *s* (128 *e* + 32 *i*)		148 *s* (128 *e* + 20 *i*)	70 *s* (64 *e* + 6 *i*)	

Neunter Vortrag.

Die Gastrulation der Wirbelthiere.

„Es ist klar, dass die ersten Keimungs-Processe der Säugethiere — und vor allen ihre Eifurchung und Gastrulation — keineswegs (wie man bisher irrthümlich glaubte —) in einer sehr einfachen und ursprünglichen Form verlaufen, sondern im Gegentheil in einer sehr stark modificirten, zusammengezogenen und abgekürzten Form. Die Keimung der Säugethiere ist sehr stark cenogenetisch verändert, stärker als bei allen anderen Wirbelthieren. Ihre amphiblastische Keimungsform ist wahrscheinlich durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der discoblastischen Keimungsform ihrer Vorfahren entstanden.“

Gastrulation der Säugethiere. (1877).

Holoblastische Vertebraten: Acranier, Cyclostomen, Amphibien, Säugethiere. Meroblastische Vertebraten: Fische, Reptilien, Vögel. Archigastrula des Amphioxus. Amphigastrula der Cyclostomen und Amphibien. Discogastrula der Fische, Vögel und Reptilien. Epigastrula der Säugethiere.

Inhalt des neunten Vortrages.

Phylogenetische Einheit des Wirbelthier-Stammes. Ontogenetische Einheit seiner Gastrulation. Historische Beziehungen der holoblastischen und meroblastischen Vertebraten. Inäquale Eifurchung und Amphigastrula der Amphibien (der schwanzlosen Frösche und der geschwänzten Salamander). Ihre Furchungshöhle (Blastocoel) und Urdarmhöhle (Rusconische Nahrungshöhle). Ableitung der partiellen Eifurchung aus der totalen. Discoblastische Wirbelthiere, mit Keimscheibe (scheibenförmige Gastrula). Pelagische Knochenfische mit kleinem und Haifische mit grossem Nahrungsdotter. Epigastrula (oder engmündige Scheiben-Gastrula) der Amnioten. Das Hühner-Ei und sein grosser Nahrungsdotter. Discoidale Gastrulation der Sauropsiden (Reptilien und Vögel) und Monotremen. Die Primitiv-Rinne des Amnioten-Keims ist der Urmund ihrer Scheiben-Gastrula. Phylogenetische Rückbildung des Nahrungsdotters bei den Säugethieren. Eierlegende und lebendig gebärende Mammalien. Gastrulation der Beutelratte und des Kaninchens. Superficiale Eifurchung der Gliederthiere.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1875. *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere* (*Jena. Zeitschr. für Naturw.*, *Bd. IX.*). *Gastrulation der Säugethiere* (*Ebenda Bd. XI*, 1877).

Francis Balfour, 1880. *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II.*

Berthold Hatschek, 1881. *Studien über Entwickelung des Amphioxus.*

Johannes Rückert, 1885—1889. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern.* (*Ferner im II. u. IV. Jahrg. des Anat. Anz.*)

C. Kupffer, 1882—1887. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere, und die Bedeutung des Primitiv-Streifs* (*Archiv f. Anat. u. Physiol.*)

Alexander Goette, 1875—1890. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere.*

A. Rauber, 1875—1883. *Die erste Entwickelung des Kaninchens. Primitivrinne und Urmund. Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan u. s. w.*

Eduard Van Beneden, 1880—1886. *Recherches sur l'embryologie des Mammifères etc.*

Emil Selenka, 1883—1887. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere.* (*Säugethiere.*)

Carl Rabl, 1889. *Theorie des Mesoderms.* (*Gastrulation der Vertebraten, S.* 155—175.) *Morpholog. Jahrbuch, Bd. XV.*

IX.

Meine Herren!

Die bedeutungsvollen Vorgänge der Gastrulation, der Eifurchung und Keimblätter-Bildung, zeigen in den verschiedenen Klassen des Wirbelthier-Stammes sehr auffallende Unterschiede. Nur allein das niederste Wirbelthier, der *Amphioxus*, besitzt noch heute die ursprüngliche reine Form jener Vorgänge, die palingenetische Gastrulation, die wir im vorhergehenden Vortrage betrachtet haben, und die zur Bildung der *Archigastrula* führt (Fig. 38, S. 167). Bei allen übrigen Vertebraten der Gegenwart sind jene grundlegenden Keimungs-Processe mehr oder minder abgeändert und durch Anpassung an die Bedingungen der Keimes-Entwickelung (vor allen durch Ausbildung und Umbildung des Nahrungsdotters) modificirt; sie zeigen verschiedene cenogenetische Formen der Keimblätterbildung und entwickeln sich daher durch eine *Metagastrula.* Unter sich aber verhalten sich die einzelnen Klassen wieder sehr verschieden. Um die Einheit der Erscheinungen trotz dieser mannichfachen Unterschiede zu erkennen und ihren historischen Zusammenhang zu begreifen, ist es durchaus nothwendig, die Einheit des Wirbelthier-Stammes beständig im Sinne zu behalten. Diese „phylogenetische Einheit", die ich zuerst 1866 in meiner „Generellen Morphologie" systematisch entwickelt habe (II, p. CXVI—CLX), ist jetzt allgemein angenommen. Alle urtheilsfähigen Zoologen sind jetzt übereinstimmend der Ansicht, dass alle Vertebraten, vom Amphioxus und den Fischen bis zum Affen und Menschen hinauf, ursprünglich von einer gemeinsamen Stammform, einem „Urwirbelthier" abstammen. Also müssen auch die ontogenetischen Processe, mittelst deren jedes einzelne Individuum der Wirbelthiere entsteht, ursprünglich aus einer gemeinsamen Urform der Keimung ableitbar sein, und diese Urform liegt unzweifelhaft noch heute in der Ontogenie des Amphioxus vor.

Unsere nächste Aufgabe wird demnach sein, die verschiedenen Gastrulations-Formen der Wirbelthiere kritisch zu vergleichen und phylogenetisch aus derjenigen des Lanzetthierchens abzuleiten. Aeusserlich betrachtet, zerfallen die ersteren zunächst in zwei Gruppen: die Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säugethiere besitzen holoblastische Eier mit totaler inäqualer Färbung; hingegen die meisten Fische, die Reptilien, Vögel und Monotremen haben meroblastische Eier mit partieller discoidaler Furchung. Eine genauere kritische Vergleichung derselben wird uns jedoch zeigen, dass jene beiden Gruppen keine natürlichen Einheiten darstellen, und dass sehr verwickelte historische Beziehungen zwischen ihren einzelnen Abtheilungen existiren. Am klarsten sind diese neuerdings von Carl Rabl in seiner gedankenreichen „Theorie des Mesoderms" (1889) beleuchtet worden; wir kommen später (im XII. Vortrage) darauf zurück. Um sie richtig zu verstehen, müssen wir zunächst die einzelnen Modificationen der Gastrulation in jenen Klassen näher betrachten. Wir beginnen mit derjenigen der Cyclostomen und Amphibien.

Das zugänglichste und passendste Untersuchungs-Object liefern uns hier die Eier der einheimischen Amphibien, der schwanzlosen Frösche und Kröten, sowie der geschwänzten Salamander. Ueberall sind sie im Frühjahr in unseren Teichen und Tümpeln leicht massenhaft zu haben, und eine sorgfältige Beobachtung der Eier mit der Lupe genügt, um wenigstens das Aeusserliche der Eifurchung klar zu erfassen. Um freilich den ganzen Vorgang in seinem inneren Wesen richtig zu verstehen und die Bildung der Keimblätter und der Gastrula zu erkennen, muss man die Frosch-Eier und die Salamander-Eier sorgfältig härten, durch die gehärteten Eier mit dem Rasirmesser oder Mikrotom möglichst dünne Schnitte legen und die gefärbten Schnitte unter einem starken Mikroskop auf das Genaueste vergleichend untersuchen[66]).

Die Eier der Frösche und Kröten haben eine kugelige Gestalt, einen mittleren Durchmesser von ungefähr 2 Millimeter, und werden in grosser Anzahl in Gallertmassen abgelegt, welche bei den Fröschen dicke Klumpen, bei den Kröten lange Schnüre bilden. Betrachten wir die undurchsichtigen, grau, braun oder schwärzlich gefärbten Eier genauer, so finden wir, dass ihre obere Hälfte dunkler, die untere heller gefärbt ist. Die Mitte der ersteren ist bei manchen Arten von schwarzer, die entgegengesetzte Mitte der letzteren von weisser Farbe[67]). Dadurch ist eine bestimmte Axe des Eies mit zwei verschiedenen Polen bezeichnet. Um eine klare Vorstellung

von der Furchung dieser Eier zu geben, ist Nichts geeigneter, als der Vergleich mit einer Erdkugel, auf deren Oberfläche verschiedene Meridian-Kreise und Parallel-Kreise aufgezeichnet sind. Denn die oberflächlichen Grenzlinien zwischen den verschiedenen Zellen, welche durch die wiederholte Theilung der Eizelle entstehen, erscheinen auf der Oberfläche als tiefe Furchen, und daher hat dieser ganze Vorgang den Namen Furchung erhalten [59]. In der That ist

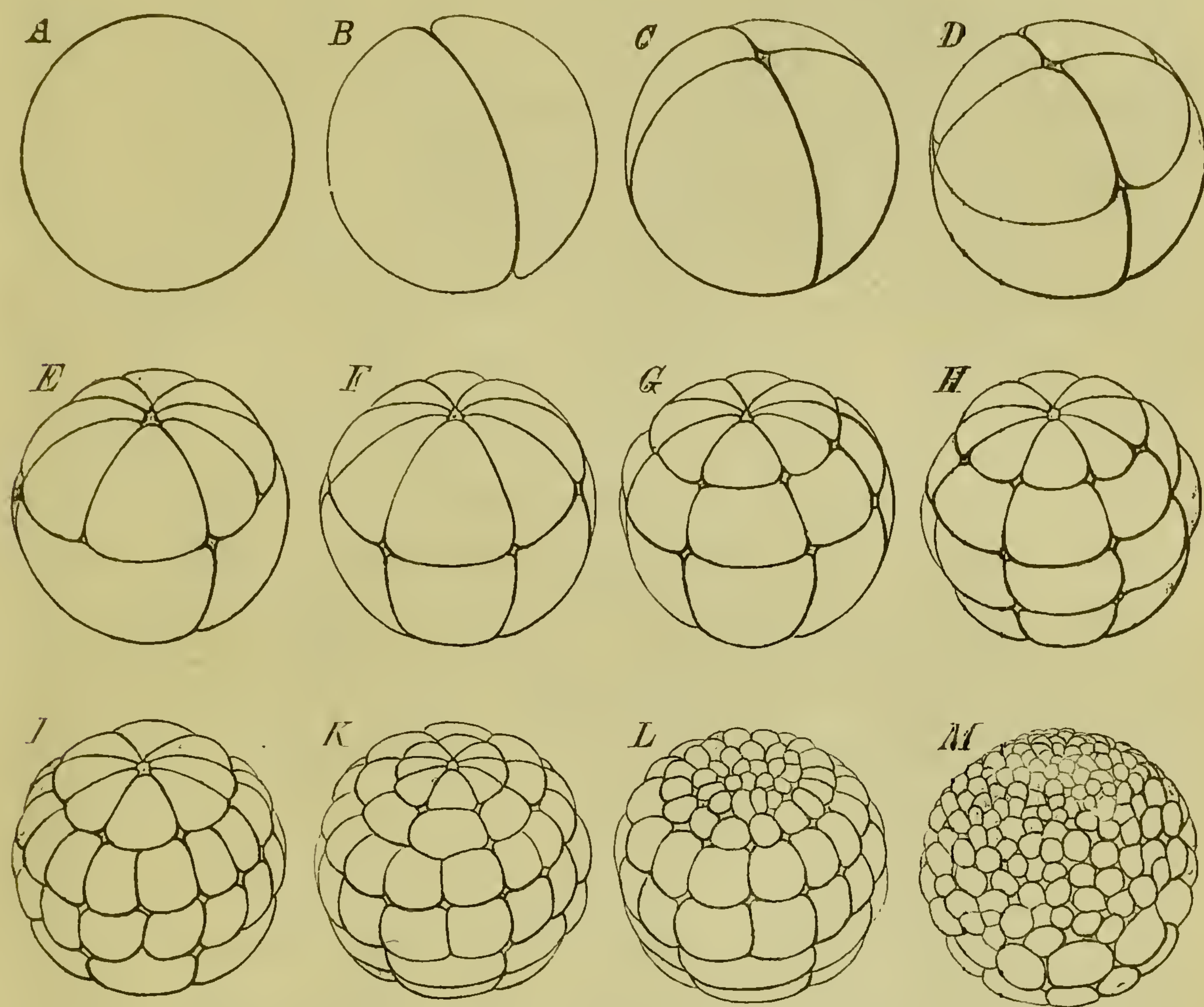


Fig. 40. **Die Furchung des Frosch-Eies** (zehnmal vergrössert). *A* Stammzelle. *B* Die beiden ersten Furchungszellen. *C* 4 Zellen. *D* 8 Zellen (4 animale und 4 vegetative). *E* 12 Zellen (8 animale und 4 vegetative). *F* 16 Zellen (8 animale und 8 vegetative). *G* 24 Zellen (16 animale und 8 vegetative). *H* 32 Zellen. *I* 48 Zellen. *K* 64 Zellen. *L* 96 Furchungszellen. *M* 160 Furchungszellen (128 animale und 32 vegetative).

aber diese sogenannte „Furchung", die man früher als einen höchst wunderbaren Vorgang anstaunte, weiter Nichts als eine gewöhnliche, oft wiederholte Zellentheilung. Daher sind auch die dadurch entstehenden „Furchungskugeln", die Segmentellen oder Blastomeren nichts Anderes als echte Zellen.

Die ungleichmässige Furchung, welche wir am Amphibien-Ei beobachten, ist nun vor Allem dadurch ausgezeichnet, dass sie am

oberen, dunkleren Pole (am Nordpole der Erdkugel bei unserem Vergleiche) beginnt und langsam nach dem unteren, helleren Pole (dem Südpole) hin fortschreitet. Auch bleibt während des ganzen Verlaufes der Eifurchung die obere, dunklere Halbkugel stets voraus, und ihre Zellen theilen sich viel lebhafter und rascher; daher erscheinen die Zellen der unteren Halbkugel stets grösser und weniger zahlreich[67]). Die Furchung der Stammzelle (Fig. 40 *A*) beginnt mit der Bildung einer vollständigen Meridianfurche, welche vom Nordpol ausgeht und im Südpol endet (*B*). Eine Stunde später entsteht auf dieselbe Weise eine zweite Meridian-Furche, welche die erste unter rechtem Winkel schneidet (Fig. 40 *C*). Dadurch ist das Ei in 4 gleiche Kugelsegmente zerfallen. Jede dieser 4 ersten „Furchungszellen" besteht aus einer oberen dunkleren und einer unteren helleren Hälfte. Einige Stunden später entsteht eine dritte Furche, senkrecht auf den beiden ersten (Fig. 40 *D*). Diese Ringfurche wird gewöhnlich, aber nicht mit Recht, als „Aequatorialfurche" bezeichnet; denn sie liegt nördlich vom Aequator und wäre also eher dem nördlichen Wendekreise zu vergleichen. Das kugelige Ei besteht jetzt aus 8 Zellen, 4 kleineren oberen (nördlichen) und 4 grösseren unteren (südlichen). Jetzt zerfällt jede der 4 ersteren durch eine vom Nordpol ausgehende Meridianfurche in zwei gleiche Hälften, so dass 8 obere auf 4 unteren Zellen liegen (Fig. 40 *E*). Erst nachträglich setzen sich die 4 neuen Meridianfurchen langsam auch auf die unteren Zellen fort, so dass die Zahl von 12 auf 16 steigt (*F*). Parallel der ersten horizontalen Ringfurche entsteht jetzt eine zweite, näher dem Nordpol, welche wir demnach dem „nördlichen Polarkreise" vergleichen können. Dadurch erhalten wir 24 Furchungszellen, 16 obere, kleinere und dunklere, 8 untere, grössere und hellere (*G*). Aber bald zerfallen auch die letzteren in 16, indem sich ein dritter Parallelkreis in der südlichen Hemisphäre bildet; wir haben also zusammen 32 Zellen (*H*). Jetzt entstehen am Nordpol 8 neue Meridianfurchen, welche zunächst die oberen dunklen Zellenkreise, dann aber auch die unteren südlichen Kreise schneiden und endlich den Südpol erreichen. Dadurch bekommen wir nach einander Stadien von 40, 48, 56 und endlich 64 Zellen (*I*, *K*). Die Ungleichheit zwischen den beiden Halbkugeln wird aber immer grösser. Während die träge südliche Hemisphäre lange Zeit bei 32 Zellen stehen bleibt, furcht sich die lebhafte nördliche Halbkugel rasch zweimal hinter einander und zerfällt so erst in 64, darauf in 128 Zellen (*L*, *M*). Wir finden also jetzt ein Stadium, in welchem wir an der Ober-

fläche der Eikugel in der oberen dunkleren Hälfte 128 kleine Zellen, in der unteren Hälfte nur 32 grosse Zellen wahrnehmen, zusammen 160 Furchungszellen. Die Ungleichheit der beiden Hemisphären prägt sich weiterhin immer stärker aus; und während die nördliche Hemisphäre in eine sehr grosse Anzahl von kleinen Zellen zerfällt, besteht die südliche Halbkugel aus einer viel geringeren Anzahl von grösseren Furchungszellen. Zuletzt umwachsen die oberen dunklen Zellen die Oberfläche des kugeligen Eies fast vollständig, und nur am Südpole, in der Mitte der unteren Halbkugel, bleibt eine kleine kreisrunde Stelle übrig, an welcher die inneren, grossen und hellen Zellen zu Tage treten. Dieses weisse Feld am Südpol entspricht, wie wir später sehen werden, dem Urmunde der Gastrula. Die ganze Masse der inneren grösseren und helleren Zellen (sammt diesem weissen Polfelde) gehört zum Entoderm oder Darmblatt. Die äussere Umhüllung von dunkleren kleineren Zellen bildet das Exoderm oder Hautblatt.

Die oft wiederholte Zellentheilung, welche so als „Furchung oder Segmentation" an der Oberfläche der Eikugel deutlich zu verfolgen ist, beschränkt sich aber nicht auf die letztere, sondern ergreift auch das ganze Innere der Kugel. Die Zellen theilen sich also auch in Flächen, welche concentrischen Kugelflächen annähernd entsprechen; rascher in der oberen, langsamer in der unteren Hälfte. Inzwischen hat sich im Inneren der Eikugel eine grosse, mit Flüssigkeit gefüllte Höhle gebildet: die Furchungshöhle oder Keimhöhle (*Blastocoel*, Fig. 41—44 *F*, ferner *s* auf den Durchschnittsbildern Taf. II, Fig. 8—11). Die erste Spur dieser Höhle tritt inmitten der oberen Halbkugel auf, da wo die drei ersten, auf einander senkrechten Furchungs-Ebenen sich schneiden (Taf. II, Fig. 8 *s*). Bei fortschreitender Furchung dehnt sie sich bedeutend aus und nimmt später eine fast halbkugelige Gestalt an (Fig. 41 *F*; Taf. II, Fig. 9 *s*, 10 *s*). Die gewölbte Decke dieser halbkugeligen Furchungshöhle wird von den kleineren und schwärzlich gefärbten Zellen des Hautblattes oder Exoderms gebildet (Fig. 41 *D*); hingegen der ebene Boden derselben von den grösseren und weisslich gefärbten Zellen des Darmblattes oder Entoderms (Fig. 41 *Z*). Der kugelige Frosch-Keim stellt jetzt eine modificirte Keimblase oder *Blastula* dar, mit hohler Animal-Hälfte und solider Vegetal-Hälfte.

Jetzt entsteht durch Einstülpung vom unteren Pole her und durch Auseinanderweichen der weissen Entodermzellen neben der Furchungshöhle eine zweite, engere, aber längere Höhle (Fig. 41—44 *N*). Das ist die Urdarmhöhle oder die Magen-

höhle der Gastrula, *Progaster* oder *Archenteron*. Im Amphibien-Ei wurde sie zuerst von Rusconi beobachtet und demnach die „Rusconische Nahrungshöhle" genannt. Im Meridianschnitt (Fig. 42) erscheint sie sichelförmig gekrümmt und reicht vom Südpol fast

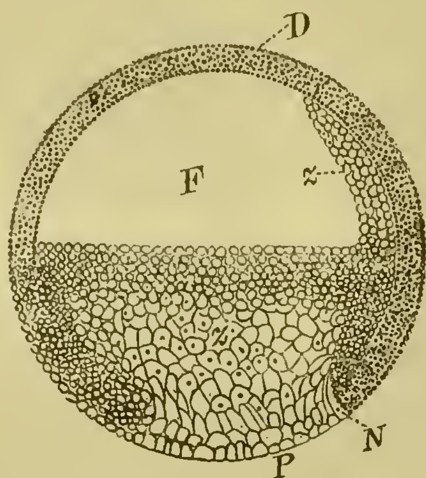


Fig. 41.

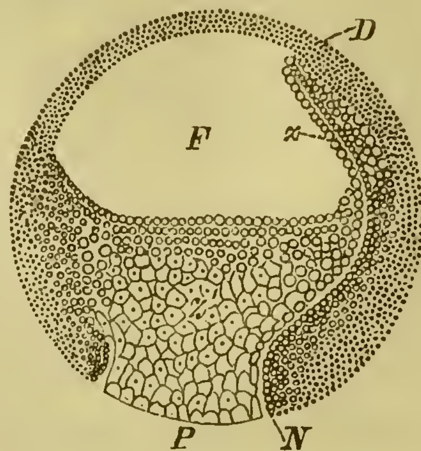


Fig. 42

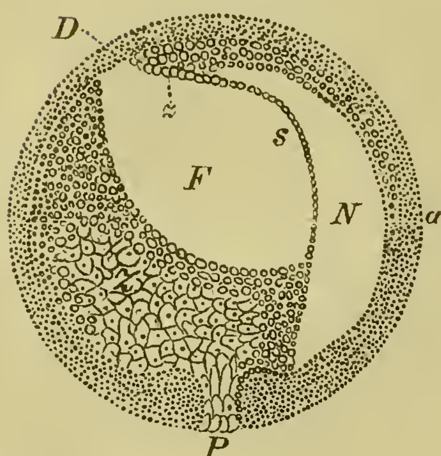


Fig. 43.

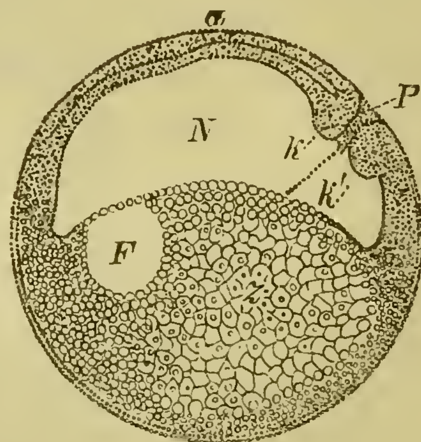


Fig. 44.

Fig. 41—44. **Vier Medianschnitte durch das gefurchte Ei der Kröte,** in vier auf einander folgenden Entwickelungsstufen. Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *F* Furchungshöhle. *D* Decke derselben. *R* Rückenhälfte des Keimes. *B* Bauchhälfte desselben. *P* Dotterpfropf (weisses kreisrundes Feld am unteren Pole). *Z* Dotterzellen des Entoderms („Drüsenkeim" von Remak). *N* Urdarmhöhle (Progaster, oder Rusconische Nahrungshöhle). Der Urmund (Prostoma) ist durch den Dotterpfropf, *P*, verstopft. *s* Grenze zwischen Urdarmhöhle (*N*) und Furchungshöhle (*F*). *k k'* Durchschnitt durch den wulstigen kreisförmigen Lippenrand des Urmundes (oder des sogenannten „Rusconischen Afters"). Die punktirte Linie zwischen *k* und *k'* deutet die frühere Verbindung des Dotterpfropfes (*P*) mit der centralen Dotterzellenmasse (*Z*) an. In Fig. 44 hat sich das Ei um 90° gedreht, so dass der Rücken des Keimes (*R*) nach oben sieht; die Bauchseite (*B*) ist jetzt nach unten gewendet. Nach Stricker.

bis zum Nordpol hin, indem sie einen Theil der inneren Darmzellenmasse nach oben hin (zwischen Furchungshöhle *F* und Rückenhaut *D*) einstülpt. Dass die Urdarmhöhle hier anfangs so eng ist, liegt daran, dass sie grösstentheils von Dotterzellen des Entoderms ausgefüllt ist. Diese verstopfen auch die ganze weite Oeffnung des

Urmundes und bilden hier den sogenannten „Dotterpfropf“, der an dem weissen kreisrunden Flecke des Südpols frei zu Tage tritt (*P*). In der Umgebung desselben verdickt sich das Hautblatt wulstig und bildet hier den „Urmundrand“ (das *Properistoma*), die wichtigste Keimgegend (Fig. 44, *k*, *k'*). Bald dehnt sich die Urdarmhöhle (*N*) immer weiter aus auf Kosten der Furchungshöhle (*F*) und endlich verschwindet letztere ganz. Nur eine dünne Scheidewand (Fig. 43 *s*) trennt beide Höhlen. Der Theil des Keimes, unter welchem sich die Urdarmhöhle entwickelt, ist die spätere Rückenfläche (*D*). Die Furchungshöhle liegt im vorderen, der Dotterpfropf am hinteren Körpertheile [68]); die dicke, halbkugelige Masse der Dotterzellen bildet die Bauchwand des Urdarms.

Mit der Ausbildung des Urdarms hat unser Frosch-Keim die Stufe der Gastrula erreicht (Taf. II, Fig. 11). Aber wie Sie sehen ist diese cenogenetische Amphibien-Gastrula sehr verschieden von der früher betrachteten, echten, palingenetischen Gastrula (Fig. 30—36). Bei der letzteren, der Glocken-Gastrula (*Archigastrula*) ist der Körper einaxig. Die Urdarmhöhle ist leer, ihr Urmund weit geöffnet. Sowohl das Hautblatt als das Darmblatt besteht bloss aus einer einzigen Zellenschichte. Beide liegen dicht an einander, indem die Furchungshöhle durch den Einstülpungs-Process völlig verschwunden ist. Ganz anders bei der Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*) unserer Amphibien (Fig. 41—44; Taf. II, Fig. 11). Hier bleibt die Furchungshöhle (*F*) noch lange Zeit neben der Urdarmhöhle (*N*) bestehen. Die letztere ist grösstentheils mit Dotterzellen angefüllt und der Urmund dadurch fast ganz verstopft (Dotterpfropf, *P*). Sowohl das Darmblatt (*z*) als das Hautblatt (*a*) besteht aus mehreren Zellenschichten. Endlich ist auch die Grundform der ganzen Gastrula nicht mehr einaxig, sondern dreiaxig; denn durch die excentrische Entwickelung der Urdarmhöhle werden die drei Richtaxen bestimmt, welche den zweiseitigen (oder bilateralen) Körper der höheren Thiere charakterisiren.

Bei der Entstehung dieser Hauben-Gastrula können wir nicht scharf die verschiedenen Abschnitte unterscheiden, die wir bei der Glocken-Gastrula als Maulbeerkeim und Blasenkeim auf einander folgen sahen. Das Stadium der Morula (Taf. II, Fig. 9) ist ebenso wenig scharf von dem der Blastula (Fig. 10) geschieden, als dieses von dem der Gastrula (Fig. 11). Aber trotzdem wird es uns nicht schwer fallen, den ganzen cenogenetischen oder gestörten Entwickelungsgang dieser Amphigastrula der Amphibien zurückzuführen auf die echte palingenetische Entstehung der Archigastrula des Amphioxus.

Diese Zurückführung wird uns erleichtert, wenn wir im Anschlusse an die Gastrulation der schwanzlosen Amphibien (Frösche und Kröten) noch einen Blick auf diejenige der geschwänzten Amphibien, der Salamander, werfen. Denn bei einem Theile dieser letzteren, die man erst neuerdings genauer untersucht hat, und die phylogenetisch älter sind, verlaufen die Vorgänge einfacher und klarer, als es bei den ersteren, schon länger bekannten der Fall ist. Insbesondere sind unsere gewöhnlichen Wasser-Salamander (*Triton taeniatus*) ein vorzügliches Beobachtungs-Object; ihr Nahrungsdotter ist viel kleiner und ihr Bildungsdotter weniger durch schwarze Pigment-Zellen getrübt, als bei den Fröschen; auch hat ihre Gastrulation mehr den ursprünglichen, palingenetischen Charakter beibehalten. Nachdem dieselbe zuerst (1879) durch SCOTT und OSBORNE beschrieben war, hat namentlich OSCAR HERTWIG (1881) sie sehr genau untersucht und mit Recht auf ihre grosse Bedeutung für das Verständniss der Wirbelthier-Entwickelung hingewiesen [1]).

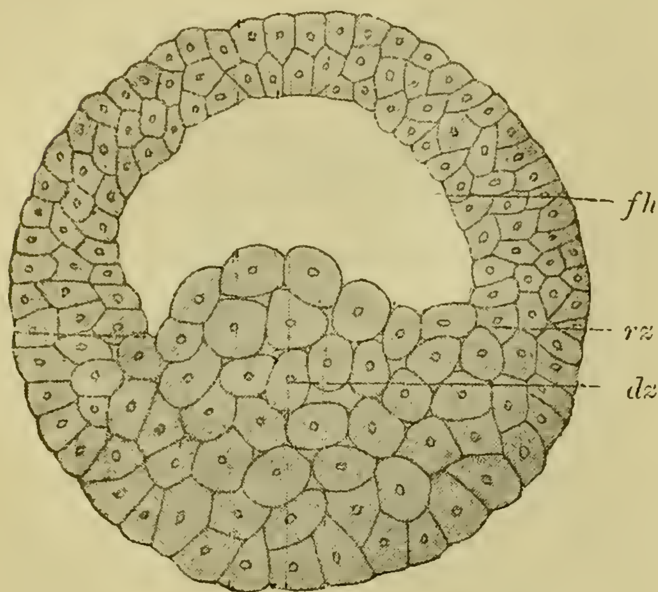


Fig. 45. Keimblase des Wasser-Salamanders (*Triton*). *fh* Furchungshöhle, *dz* Dotterzellen, *rz* Randzone. Nach HERTWIG.

Die kugelige Keimblase von *Triton* (Fig. 45) besteht in der unteren, vegetalen Hälfte aus locker zusammengehäuften, dotterreichen Entoderm-Zellen oder „Dotterzellen“ (*dz*); die obere animale Hälfte hingegen umschliesst die halbkugelige Furchungshöhle (*fh*), deren gewölbte Decke von 2—3 Lagen kleiner Exoderm-Zellen gebildet wird. Da wo die letzteren in die ersteren übergehen (im Aequator der kugeligen Blase), liegt die „Randzone“ (*rz*). An einer Stelle dieser Randzone erfolgt die Einstülpung, welche zur Bildung der Gastrula führt. Diese Invaginations-Oeffnung, der Urmund (Fig. 46 *u*) ist ein horizontaler Querspalt mit dorsaler Oberlippe und ventraler Unterlippe. Während der Urdarm (Fig. 47 *ud*) eingestülpt wird, bleibt anfangs noch ein Theil der Furchungshöhle (*fh*) bestehen. Bald aber wird sie kleiner (Fig. 47) und verschwindet zuletzt ganz. Bei der fertigen Gastrula (Fig. 48) besteht das äussere Keimblatt (*ak*) aus einer einzigen einfachen Schicht

von hohen Cylinder-Zellen. Das innere Keimblatt (*ik*) ist in der oberen, dorsalen Hälfte gleichfalls nur aus einer einzigen Zellenschicht zusammengesetzt; diese bildet die Decke der Urdarmhöhle. Der Boden der letzteren dagegen, oder die untere, ventrale Hälfte besteht aus vielen Lagen von grossen Dotterzellen (*dz*). Dieser Theil des Entoderms, der auch als „Dotterkeim" (*Lecithoblastus*) unterschieden wird, ist beim Wasser-Salamander viel kleiner

Fig. 46. **Keimblase von Triton** (*Blastula*), von aussen betrachtet, mit dem Querspalt des Urmundes (*u*). Nach HERTWIG.

Fig. 47. **Sagittal-Schnitt durch einen Haubenkeim** (*Depula*) **von Triton** (Blasenkeim im Beginne der Gastrulation). *ak* äusseres Keimblatt. *ik* inneres Keimblatt; *fh* Furchungshöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dl* und *vl* dorsale und ventrale Lippe des Urmunds; *dz* Dotterzellen. Nach HERTWIG.

Fig. 48. **Sagittal-Schnitt durch die Gastrula des Wasser-Salamanders** (*Triton*). Nach HERTWIG. Buchstaben wie in Fig. 47, ausserdem: *p* Dotterpfropf. *mk* Anlage des mittleren Keimblattes.

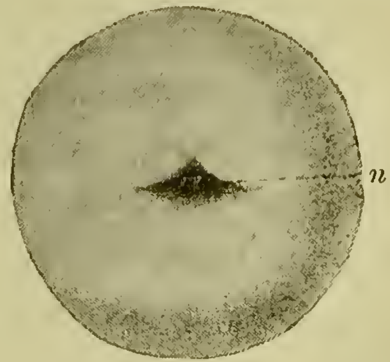


Fig. 46.

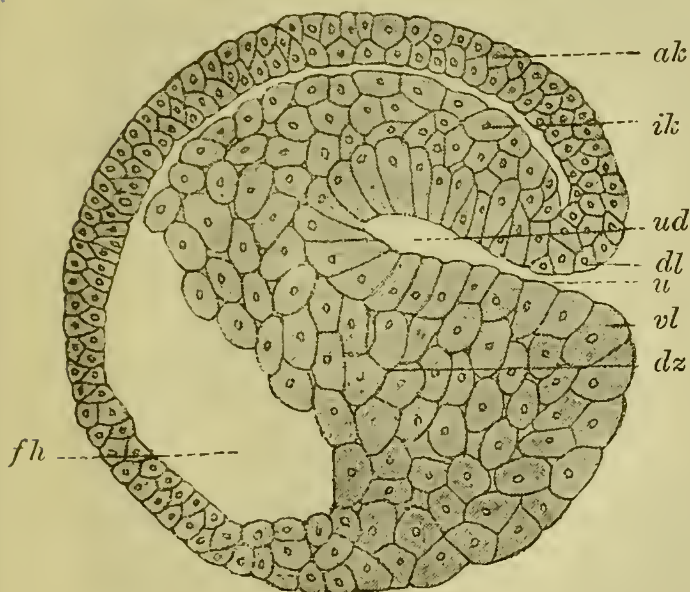


Fig. 47.

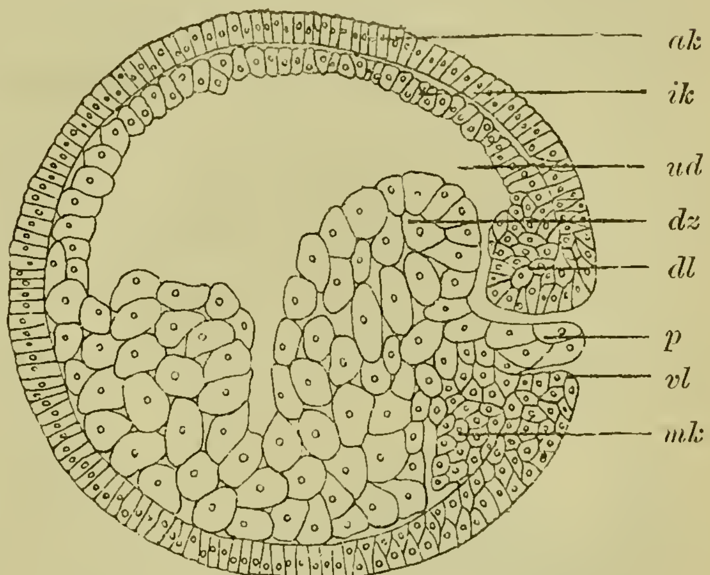


Fig. 48.

als beim Frosche. Aber auch hier ragt ein Fortsatz desselben als „Dotterpfropf" (Fig. 48 *d*) in den Urmund hinein. An den verdickten Rändern des letzteren beginnt die Bildung des mittleren Keimblattes (*mk*).

Obgleich demnach die ungleichmässige Eifurchung und Gastrulabildung der Amphibien mancherlei Eigenthümlichkeiten darbietet, so ist sie doch immer noch verhältnissmässig leicht auf die ursprüngliche Eifurchung und Gastrulation des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, zurückzuführen; und diese entfernt sich, wie wir

gesehen haben, nur wenig von der einfachsten Archigastrula der *Sagitta* und *Monoxenia* (vergl. oben p. 158, Fig. 29—36). Alle diese und viele andere Thierklassen stimmen darin überein, dass bei ihrer Eifurchung das ganze Ei durch wiederholte Theilung in eine grosse Anzahl von Zellen zerfällt. Alle diese Thier-Eier hatten wir nach Remak als Ganzfurchende (*Holoblasta*) bezeichnet, weil ihr Zerfall in Zellen ein vollständiger oder totaler ist (Taf. II). Bei einer grossen Anzahl von anderen Thierklassen ist das aber nicht der Fall, so namentlich im Stamme der Wirbelthiere bei den Vögeln, Reptilien und den meisten Fischen; im Stamme der Gliederthiere bei den Insecten, den meisten Spinnen und Krebsen; im Stamme der Weichthiere bei den Cephalopoden oder Dintenfischen. Bei allen diesen Thieren besteht schon die reife Eizelle, und ebenso die durch Befruchtung daraus entstehende Stammzelle aus jenen zwei verschiedenen und getrennten Bestandtheilen, die wir als Bildungsdotter oder Nahrungsdotter unterschieden hatten (S. 171). Der Bildungsdotter allein (*Vitellus formativus* oder *Morpholecithus*) besteht aus lebendigem Protoplasma und ist der active, entwickelungsfähige und kernhaltige Theil der Eizelle; er allein ist es, welcher sich bei der Eifurchung theilt und die zahlreichen Zellen erzeugt, aus denen sich der Embryo aufbaut. Der Nahrungsdotter hingegen (*Vitellus nutritivus* oder *Tropholecithus*) ist bloss ein passiver Theil des Inhalts der Eizelle, ein untergeordneter Einschluss, welcher Nahrungsmaterial oder Deutoplasma (Eiweiss, Fett u. s. w.) aufgespeichert enthält, und so gewissermaassen eine Vorrathskammer für den sich entwickelnden Embryo bildet. Der letztere entnimmt aus diesem Proviant-Magazin eine Masse von Nahrungsstoff und zehrt es endlich vollständig auf. Indirect ist so der Nahrungsdotter für die Keimung sehr wichtig. Direct ist er aber gar nicht dabei betheiligt. Denn er unterliegt gar nicht oder erst später der Furchung und besteht überhaupt nicht aus Zellen. Bald ist der Nahrungsdotter kleiner, bald grösser, meistens vielmals grösser als der Bildungsdotter; und daher hielt man früher den ersteren für wichtiger als den letzteren. Da die Bedeutung dieser beiden Eibestandtheile vielfach irrthümlich gedeutet wurde, muss man stets im Sinne behalten, dass der Nahrungsdotter erst secundär in der primären Eizelle abgelagert ist; ein innerer Einschluss, aber kein äusserer Anhang derselben. Alle Eier, die einen solchen selbstständigen Nahrungsdotter besitzen, nannten wir nach Remak Theilfurchende (*Meroblasta*); ihre Furchung ist eine unvollständige oder partielle (Taf. III).

Das Verständniss der partiellen Eifurchung und der eigenthümlichen, daraus entstehenden Gastrula-Form bietet grosse Schwierigkeiten dar; und erst in neuerer Zeit ist es uns durch vergleichende Untersuchung gelungen, dieselben zu beseitigen und auch diese cenogenetische Form der Gastrulation auf die ursprüngliche, palingenetische Form zurückzuführen. Verhältnissmässig leicht ist dies noch bei kleinen meroblastischen Eiern, welche sehr wenig Nahrungsdotter enthalten, so z. B. bei den pelagischen Eiern eines Knochenfisches, deren Entwickelung ich 1875 in Ajaccio auf Corsica beobachtete (Taf. III, Fig. 18—24). Ich fand dieselben in Gallertklumpen vereinigt, schwimmend an der Oberfläche des Meeres; und da die kleinen Eierchen vollkommen durchsichtig waren, konnte ich sehr bequem und Schritt für Schritt die Entwickelung des Keimes verfolgen [70]. Diese Eier sind glashelle und farblose Kügelchen von wenig mehr als einem halben Millimeter Durchmesser (0,64—0,66 mm). Innerhalb einer structurlosen, dünnen, aber festen Eihülle (*Ovolemma*, Fig. 49 *c*) liegt eine grosse, vollkommen klare und wasserhelle Eiweisskugel (*n*). An beiden Polen ihrer Axe hat diese Kugel eine grubenförmige Vertiefung. In der Grube am oberen animalen Pole (der am schwimmenden Ei nach unten gekehrt ist) liegt eine biconvexe, aus Protoplasma gebildete Linse (*p*), welche den Stammkern (*k*) einschliesst; das ist der Bildungsdotter der Stammzelle. Vom Umfang dieses linsenförmigen Bildungsdotters geht ringsum eine sehr dünne Protoplasma-Haut aus, welche den Nahrungsdotter einhüllt. Am entgegengesetzten vegetalen Pole des Eies, in der unteren Grube, liegt eine klare, einfache Fettkugel (*f*). Die kleine Fettkugel und die grosse Eiweisskugel zusammen bilden den Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter allein unterliegt dem Furchungs-Process, der den Nahrungsdotter zunächst gar nicht berührt [70].

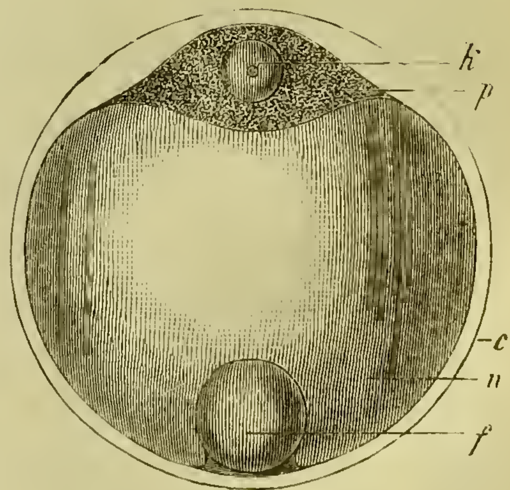


Fig. 49. **Eizelle eines pelagischen Knochenfisches.** *p* Protoplasma der Stammzelle. *k* Kern derselben. *n* Klare Eiweisskugel des Nahrungsdotters. *f* Fettkugel desselben. *c* Aeussere Eihülle oder Ovolemma.

Die Furchung des linsenförmigen Bildungsdotters (*p*) verläuft ganz unabhängig vom Nahrungsdotter und in ganz regelmässiger geometrischer Progression (vergl. Taf. III, Fig. 18—24); nur der

Bildungsdotter mit dem angrenzenden Theile des Nahrungsdotters (*n*) ist hier im senkrechten Durchschnitt [durch eine Meridian-Ebene] dargestellt, hingegen der grössere Theil des letzteren und die Eihülle weggelassen). Die Stammzelle (Fig. 18) zerfällt zunächst wiederum in zwei gleiche Furchungszellen (Fig. 19). Aus diesen werden durch wiederholte Theilung erst 4, dann 8, darauf 16 Zellen (Fig. 20). Aus diesen entstehen durch fortgesetzte gleichzeitige Theilung 32, dann 64 Zellen u. s. w. Alle diese Furchungszellen sind von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Sie bilden schliesslich, dicht aneinander gelagert, eine linsenförmige Masse (Taf. III, Fig. 21); vergleichbar dem kugeligen Maulbeerkeim der primordialen Furchung (*Morula,* Taf. II, Fig. 3). Aus diesem linsenförmigen Maulbeerkeim entsteht nun ein Blasenkeim (*Blastula*), indem die Zellen des ersteren sich eigenthümlich in centrifugaler Richtung verschieben (Taf. III, Fig. 22). Aus der regelmässigen biconvexen Linse wird eine uhrglasförmige Scheibe mit verdickten Rändern. Wie das Uhrglas auf der Uhr, so liegt diese convexe Zellenscheibe auf der oberen, schwächer gewölbten Polfläche des Nahrungsdotters auf. Indem sich zwischen beiden Flüssigkeit angesammelt hat, ist eine kreisrunde, niedrige Höhle entstanden (Fig. 22*s*). Diese ist die Furchungshöhle und entspricht der centralen Furchungshöhle der palingenetischen Blastula (Taf. II, Fig. 4). Der schwach gewölbte Boden der niedrigen Furchungshöhle wird vom Nahrungsdotter (*n*), die stark gewölbte Decke derselben von den Blastulazellen gebildet. In der That ist unser Fischkeim jetzt eine Blase mit excentrischer Höhle, ebenso wie die Blastula des Frosches (Taf. II, Fig. 10) und des Salamanders (Fig. 45). Während aber bei diesen Amphibien die grössere vegetale Hälfte der Keimblase von den grossen Dotterzellen gebildet ist, wird sie bei unserem Knochenfisch von dem structurlosen, ungefurchten Nahrungsdotter eingenommen.

Nunmehr folgt der wichtige Vorgang der Einstülpung, welcher zur Gastrulabildung führt. In Folge einer weiteren Vermehrung und Verschiebung oder Wanderung der Blastulazellen wachsen nämlich die verdickten Ränder der Zellenscheibe, welche auf dem Nahrungsdotter aufliegen, centripetal nach innen gegen die Mitte der Furchungshöhle (Fig. 23) und kommen hier schliesslich zur Vereinigung. Dieses innere, eingestülpte Blatt, aus einer einfachen Zellenschicht bestehend, ist das Entoderm; es legt sich von unten unmittelbar an den oberen, mehrschichtigen Theil der Keimhaut, an das Exoderm an. Dadurch verschwindet die Furchungs-

höhle. Hingegen entsteht eine zweite Höhle unterhalb des Entoderms, die Urdarmhöhle (Fig. 50 *d*). Die untere Hälfte derselben wird von dem abnehmenden Nahrungsdotter (*n*) ausgefüllt. Damit ist die Gastrulabildung unseres Fisches vollendet.

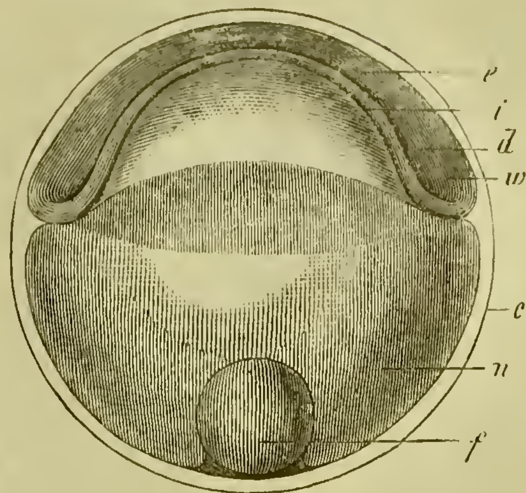


Fig. 50. **Scheiben-Gastrula** (*Discogastrula*) **eines Knochenfisches.** *e* Exoderm. *i* Entoderm. *w* Randwulst oder Urmundrand. *n* Eiweisskugel des Nahrungsdotters. *f* Fettkugel desselben. *c* Aeussere Eihülle (Ovolemma). *d* Grenze zwischen Entoderm und Exoderm (früher Furchungshöhle).

Zum Unterschiede von den beiden früher betrachteten Hauptformen der Gastrula nennen wir diese dritte Hauptform die Scheiben-Gastrula (*Discogastrula*, Fig. 50). In der That bildet die Zellenmasse, welche dieselbe zusammensetzt, eine kreisrunde, concav-convexe dünne Scheibe. Diese Scheibe ist mit ihrer inneren ausgehöhlten Fläche der gewölbten Oberfläche des Nahrungsdotters (*n*) zugewendet. Dagegen ist ihre äussere Oberfläche convex vorgewölbt, wie bei einem Schilde. Legen wir durch die Mitte der Gastrula (in einer Meridian-Ebene des kugeligen Eies) einen senkrechten Durchschnitt, so finden wir, dass dieselbe aus mehreren Zellenschichten (und zwar in diesem Falle vier) zusammengesetzt ist (Taf. III, Fig. 24). Unmittelbar über dem Nahrungsdotter liegt eine einzige Schicht von grösseren Zellen (Fig. 24 *i*), welche sich durch ein weicheres, trüberes, grobkörniges Protoplasma auszeichnen und mit Carmin dunkelroth färben. Diese bilden das Darmblatt oder Entoderm, entstanden durch Hereinwachsen der Scheibenränder (eingestülpte Keimschicht). Die drei äusseren, darüber liegenden Schichten hingegen bilden das Hautblatt oder Exoderm (Fig. 24 *e*). Sie bestehen aus kleineren Zellen, welche sich in Carmin nur schwach färben; ihr Protoplasma ist fester, klarer, feinkörniger. An dem verdickten Rande der Gastrula, dem Urmundrande (Randwulste oder Properistoma), gehen Entoderm und Exoderm ohne scharfe Gränze in einander über (Fig. 50 *w*). Neuerdings ist diese discoidale Gastrulation der Knochenfische sehr genau von Kupffer, Van Bambeke, Whitman und Agassiz u. A. beschrieben worden.

Offenbar sind die wichtigsten Eigenthümlichkeiten, welche diese Scheibengastrula vor den früher betrachteten beiden Hauptformen

der Gastrula auszeichnen, durch den grossen Nahrungsdotter bedingt. Dieser nimmt an der Furchung gar keinen Antheil und füllt die Urdarmhöhle der Gastrula vollständig aus, indem er zugleich aus deren Mundöffnung weit hervorragt. Stellen wir uns vor, die ursprüngliche Glocken-Gastrula (Fig. 30—36) wolle einen kugeligen Nahrungsballen verschlucken, der viel grösser ist, als sie selbst, so wird sie sich beim Versuche dazu in derselben Weise scheibenförmig auf letzterem ausbreiten, wie es hier der Fall ist (Fig. 50). Wir können also die Scheibengastrula, durch die Zwischenstufe der Hauben-Gastrula hindurch, von der ursprünglichen Glocken-Gastrula ableiten. Sie ist phylogenetisch dadurch entstanden, dass sich am vegetalen Pole des Eies ein Vorrath von Nahrungsmaterial ansammelte und so ein „Nahrungsdotter" im Gegensatze zum „Bildungsdotter" ausbildete. Trotzdem entsteht aber auch hier, wie in den früheren Fällen, die Gastrula durch Einstülpung oder Invagination der Blastula. Wir können demnach auch diese cenogenetische Form der scheibenförmigen Eifurchung (*Gastrulatio discoidalis*) wiederum auf die palingenetische Form der ursprünglichen Furchung zurückführen.

Während diese Zurückführung bei dem kleinen Ei unseres pelagischen Knochenfisches noch ziemlich leicht und sicher ist, so erscheint sie dagegen sehr schwierig und unsicher bei den grossen Eiern, welche wir bei der Mehrzahl der übrigen Fische, sowie bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln finden. Hier ist nämlich der Nahrungsdotter erstens unverhältnissmässig gross, ja sogar colossal, so dass dagegen der Bildungsdotter fast verschwindet; und zweitens enthält der Nahrungsdotter eine Masse von verschiedenen geformten Bestandtheilen, welche als „Dotterkörner, Dotterkugeln, Dotterplättchen, Dotterschollen, Dotterblasen" u. s. w. bekannt sind. Oft hat man diese geformten Dotter-Elemente sogar geradezu für echte Zellen erklärt und ganz irrthümlich behauptet, dass aus diesen Zellen ein Theil des Embryo-Körpers aufgebaut werde [71]). Das ist aber durchaus nicht der Fall. Vielmehr bleibt der Nahrungsdotter in allen Fällen, auch wenn er noch so gross wird, ein todter Vorrath von Nahrungsmaterial, der während der Keimung in den entstehenden Darm aufgenommen und von dem Embryo verzehrt wird. Der letztere entwickelt sich bloss aus dem lebendigen Bildungsdotter der Stammzelle. Das gilt ganz ebenso von unseren kleinen Knochenfisch-Eiern, wie von den colossalen Eiern der Urfische, Reptilien und Vögel.

Die Gastrulation der Urfische oder Selachier (Haifische und Rochen), in neuerer Zeit namentlich von RÜCKERT und RABL sehr genau untersucht, ist insofern von besonderer Bedeutung, als diese Gruppe unter den heute noch lebenden Fischen die älteste darstellt und als ihre Gastrulation unmittelbar aus derjenigen der Cyclostomen durch Anhäufung einer grösseren Menge von Nahrungsdotter abgeleitet werden kann. Während das kleine Ei der Cyclostomen, gleich dem der Amphibien, bei der Furchung vollständig in Zellen zerfällt, ist das bei dem grossen Ei der Selachier (oder Elasmobranchier) nicht mehr der Fall. Die Contractilität des activen Protoplasma reicht hier nicht mehr aus, die gewaltig angewachsene

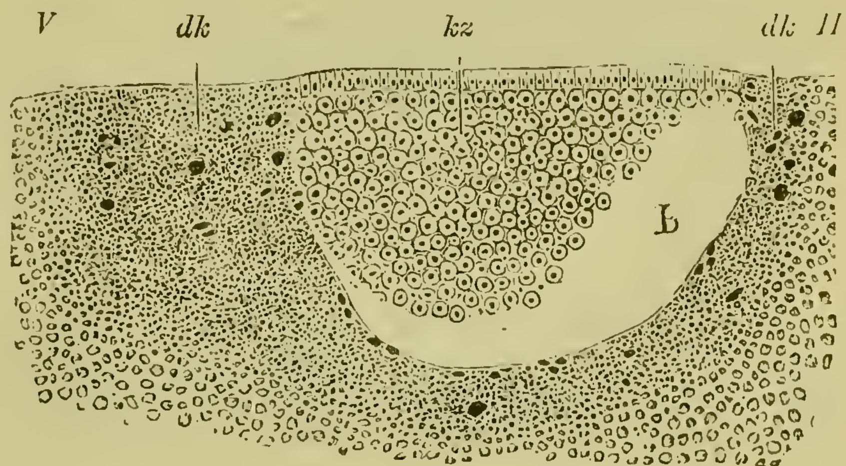


Fig. 51. **Median-Schnitt durch die Keimblase eines Haifisches** (*Pristiurus*), nach RÜCKERT (von der linken Seite gesehen; rechts ist das hintere Ende, *H*; links das vordere Ende, *V*). *B* Furchungshöhle, *kz* Keimhaut-Zellen, *dk* Dotterkerne.

Masse des passiven Deutoplasma vollständig in Zellen zu zerlegen; nur in dem oberen oder Dorsal-Theil ist das noch möglich, nicht aber in dem unteren oder Ventral-Theil. Daher finden wir bei den Urfischen eine Keimblase mit einer kleinen excentrischen Furchungshöhle (Fig. 51 *B*), deren Wand sehr abweichende Zusammensetzung zeigt. Nur die Decke (oder Oberwand) derselben besteht aus wirklichen Blastoderm-Zellen und bildet die sogenannte „Keimscheibe" (*kz*), der Boden oder die Unterwand hingegen wird durch die ungetheilte Dottermasse gebildet, in welcher nur zerstreute Dotterkerne (*dk*) die Anwesenheit der „Elementar-Organismen" anzeigen, die auch hier die Entwickelung bedingen. Der kreisrunde Rand der Keimscheibe oder die dünne „Uebergangszone", welche Decke und Boden der Furchungshöhle verbindet, entspricht der „Randzone" im Aequator des Amphibien-Eies. In der Mitte des Hinterrandes derselben beginnt die Einstülpung des Urdarms (Fig. 52 *ud*); sie schreitet von dieser Stelle (die dem Rusconischen After der Amphibien entspricht) allmählich nach vorne ringsherum fort, so dass der Urmund zuerst halbmondförmig, später kreisrund wird und mit weiter Oeffnung die Kugel des grossen Nahrungsdotters umfasst (*Discogastrula eurystoma*). An der Einstülpung betheiligen

sich nicht nur die deutlich gesonderten Cylinder-Zellen der Decke (die Blastocyten), sondern auch die angrenzenden Theile des Dotters, welche die Dotterkerne (*dk*) oder die Kerne der noch nicht gesonderten Merocyten enthalten. Indem diese sich allmählich sondern und zu selbstständigen runden Entoderm-Zellen werden, bilden sie die Ventral-Wand des Urdarms; die Dorsal-Wand desselben wird durch die cylindrischen Zellen gebildet, welche sich als zusammenhängende einfache Zellenschicht während der nach vorn fortschreiten-

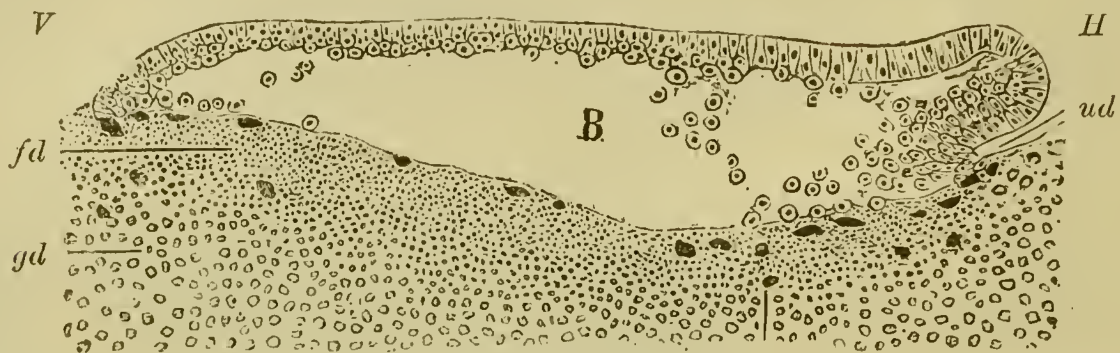


Fig. 52.

Fig. 52. **Median-Schnitt durch die Keimblase eines Haifisches** (*Pristiurus*) im Beginne der Gastrulation; nach RÜCKERT (von der linken Seite gesehen). *V* Vorderende, *H* Hinterende, *B* Furchungshöhle oder Blastocoel, *ud* erste Anlage des Urdarms; *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gk* grobkörniger Dotter.

den Einstülpung an die Innenseite der Decke der Furchungshöhle anlegen. So wird auch hier diese letztere allmählich verdrängt und durch die Höhle des Urdarms (*ud*) ersetzt. Aber noch längere Zeit besteht nur die Rückenwand dieser weitmündigen Discogastrula aus zwei deutlichen Zellschichten (den primären Keimblättern), während ihre Bauchwand durch die Dottermasse gebildet wird. Je mehr die letztere allmählich aufgezehrt wird, desto kleiner wird der weite Urmund. Die ventrale Lippe des Urmundes liegt bei dieser Scheiben-Gastrula vorn, die dorsale hinten.

Wesentlich verschieden von dieser weitmündigen Discogastrula der Selachier ist die E p i g a s t r u l a (von RABL), die engmündige S c h e i b e n - G a s t r u l a d e r A m n i o t e n, der Reptilien, Vögel und Monotremen; denn zwischen dieser und jener liegt — als phylogenetische Zwischenstufe! — die holoblastische Amphigastrula der Amphibien. Diese letztere ist durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der Scheiben-Gastrula der Selachier entstanden, während die scheibenförmige Amnioten-Gastrula wiederum durch secundäre Zunahme des Nahrungsdotters aus der Amphibien-Gastrula hervorgegangen, mithin „secundär-meroblastisch“ ist (vergl. den X. Vortrag). Nur durch diese, besonders klar von CARL RABL be-

gründete, historische Auffassung und kritische Vergleichung wird die schwierige und so verschieden gedeutete Gastrulation der Amnioten verständlich.

Das Vogel-Ei ist für uns von ganz besonderer Bedeutung, weil die meisten und wichtigsten Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere sich auf Beobachtungen am bebrüteten Hühner-Ei gründen. Das Ei der Säugethiere ist viel schwieriger zu erlangen und zu untersuchen, und aus diesen praktischen, nebensächlichen Gründen viel seltener genau verfolgt. Hingegen können wir das Hühner-Ei jederzeit in beliebiger Menge erhalten und durch künstliche Bebrütung desselben Schritt für Schritt jedes Stadium der Veränderungen verfolgen, welche der daraus hervorgehende Embryo im Laufe seiner Entwickelung erleidet. Das Vogel-Ei unterscheidet sich von dem kleinen Säugethier-Ei wesentlich durch seine sehr bedeutende Grösse, indem sich innerhalb des ursprünglichen Dotters oder des Protoplasma der Eizelle eine sehr bedeutende Masse von fettreichem Nahrungsdotter ansammelt. Das ist die gelbe Kugel, welche wir täglich als „Eidotter" verzehren. Um zu einem richtigen Verständniss des Vogel-Eies zu gelangen, welches vielfach ganz falsch gedeutet worden ist, müssen wir dasselbe in seinen allerjüngsten Zuständen aufsuchen und von Anfang seiner Entwickelung an im Eierstock des Vogels verfolgen. Da sehen wir denn, dass das ursprüngliche Vogel-Ei eine ganz kleine und nackte, einfache Zelle mit Kern ist, weder in der Grösse noch in der Form von der ursprünglichen Eizelle der Säugethiere und anderer Thiere verschieden (vergl. Fig. 12 *E*, S. 116). Wie bei allen Schädelthieren wird die ursprüngliche Eizelle oder das Ur-Ei (*Protovum*) von einer zusammenhängenden Schicht kleinerer Zellen ringsum bedeckt, wie von einem Epithel. Diese Epithel-Hülle ist der Ei-Follikel, aus welchem die Eizelle später austritt. Unmittelbar darunter wird vom Eidotter die structurlose Dotterhaut ausgeschieden.

Sehr frühzeitig nun beginnt das kleine Ur-Ei des Vogels eine Masse von Nahrungsstoff durch die Dotterhaut hindurch in sich aufzunehmen und zu dem sogenannten „gelben Dotter" (dem Eigelb oder Dottergelb) zu verarbeiten. Dadurch verwandelt sich das Ur-Ei in das Nach-Ei (*Metovum*), welches vielmals grösser ist, als das Ur-Ei, aber dennoch nur eine einzige, colossal vergrösserte Zelle darstellt[72]. Durch die Ansammlung der mächtigen gelben Dottermasse im Inneren der Protoplasma-Kugel wird der darin enthaltene Kern (das „Keimbläschen") ganz an die Oberfläche der Dotterkugel gedrängt. Hier ist derselbe von einer geringen Menge Protoplasma

umgeben und bildet mit diesem zusammen den linsenförmigen „Bildungsdotter“ (Fig. 53 *b*). Dieser erscheint aussen auf der gelben Dotterkugel, an einer Stelle der Oberfläche, als ein kleines kreisrundes weisses Fleckchen, der sogenannte „Hahnentritt oder die Einarbe“ (*Cicatricula*). Von dieser Narbe aus geht ein fadenförmiger Strang von weissem Nahrungsdotter (*d*), der keine gelben Dotterkörner enthält und weicher als der gelbe Nahrungsdotter ist, radial bis in die Mitte der gelben Dotterkugel hinein und bildet

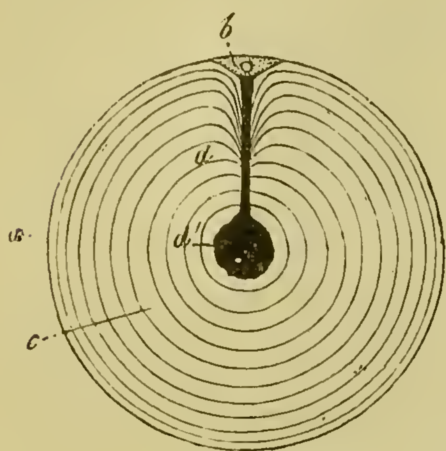


Fig. 53. Eine reife Eizelle aus dem Eierstock des Huhnes (im Durchschnitt). Der gelbe Nahrungsdotter ist aus concentrischen Schichten (*c*) zusammengesetzt und von einer dünnen Dotterhaut (*a*) umhüllt. Der Zellenkern oder das Keimbläschen bildet mit dem Protoplasma der Eizelle zusammen den „Bildungsdotter“ (*b*) oder die „Narbe“. Von da setzt sich der weisse Dotter (hier schwarz) bis in die Dotterhöhle fort (*d'*). Doch sind beide Dotter-Arten nicht scharf geschieden.

hier eine kleine centrale Kugel von Dotterweiss (Fig. 53 *d*). Diese ganze weisse Dottermasse ist aber nicht scharf von dem gelben Dotter getrennt, der auf erhärteten Eiern eine schwache Andeutung von concentrischer Schichtung zeigt (Fig. 53 *c*). Wie an diesem kugeligen gelben Vogel-Ei im Eierstock, so findet man auch an dem gelegten Hühner-Ei, wenn man die Eischale öffnet und den Dotter herausnimmt, an dessen Oberfläche eine kreisrunde kleine weisse Scheibe, die der Narbe oder dem Hahnentritt entspricht. Jetzt ist diese kleine weisse „Keimscheibe“ aber schon weit entwickelt, und nichts Anderes, als die Gastrula des Hühnchens. Aus ihr allein entsteht der Körper des letzteren. Die ganze gelbe und weisse Dottermasse ist völlig bedeutungslos für die Gestaltung des entstehenden Hühnchens, indem dieselbe nur als Nahrungsstoff von dem sich entwickelnden Embryo verbraucht, als Proviant verzehrt wird. Die klare, zähflüssige voluminöse Eiweissmasse, welche den gelben Dotter des Vogel-Eies umgiebt, und ebenso die feste Kalkschale des letzteren, werden erst innerhalb des Eileiters um das bereits befruchtete Vogel-Ei herumgebildet.

Nachdem die Befruchtung des Vogel-Eies innerhalb des mütterlichen Körpers erfolgt ist, vollzieht sich an der linsenförmigen Stammzelle der Vorgang der flachen scheibenförmigen Furchung (*Gastrulatio discoidalis*, Fig. 54). Zunächst entstehen aus der Stammzelle zwei gleiche Furchungszellen (*A*). Diese zerfallen

in 4 (*B*), darauf in 8, 16 (*C*), 32, 64 u. s. w. Immer geht der Zellentheilung auch die Theilung des Kernes voraus. Die Trennungsflächen zwischen den Furchungszellen erscheinen an der freien Oberfläche der „Narbe" als „Furchen". Die beiden ersten Furchen stehen senkrecht auf einander, im Kreuz (*B*). Darauf entstehen zwei neue Furchen, welche die ersteren unter Winkeln von 45° schneiden. Die Narbe, die so zur „Keimscheibe" wird,

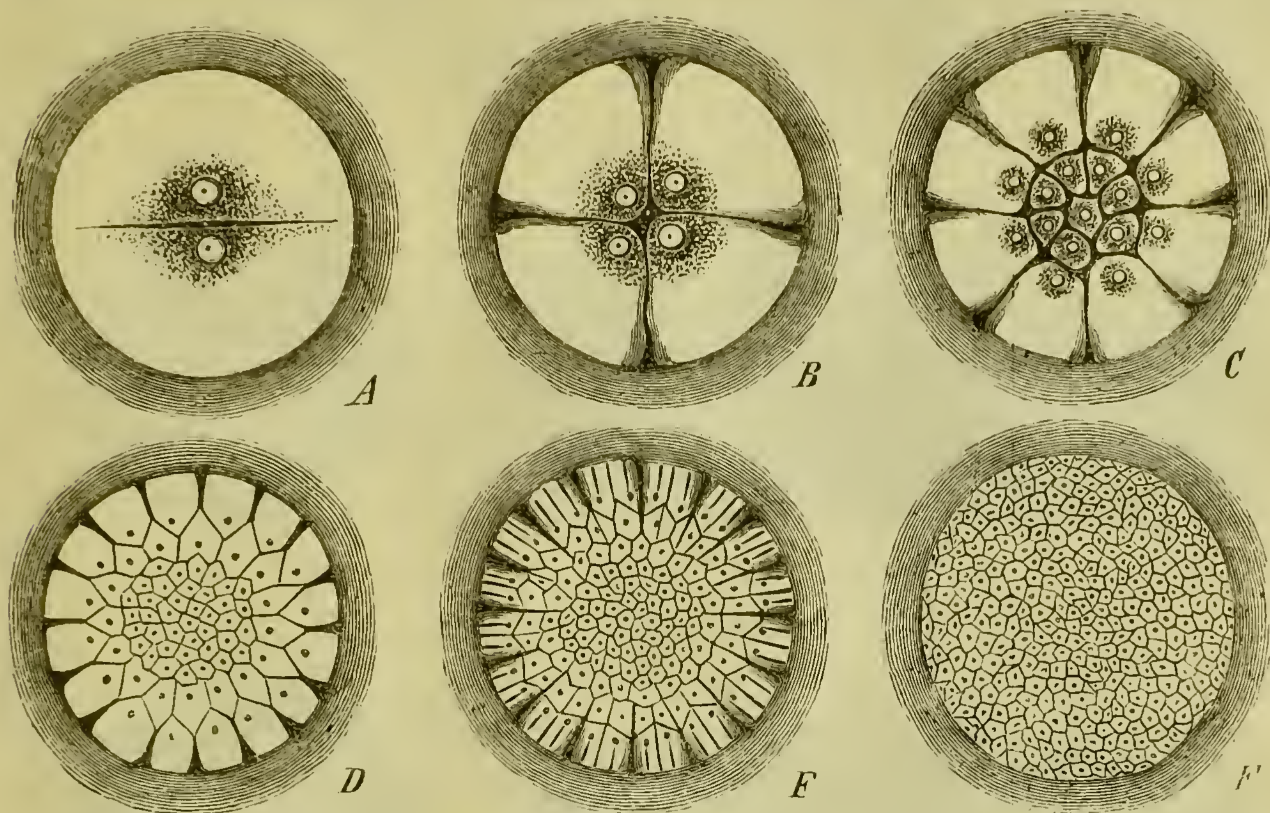


Fig. 54. **Discoidale Furchung des Vogel-Eies** (schematisch, ungefähr 10mal vergrössert). Nur der Bildungsdotter (der Hahnentritt oder die Narbe) ist an diesen 6 Figuren (*A*—*F*) dargestellt, weil an ihm allein sich die Furchung vollzieht. Der viel grössere Nahrungsdotter, welcher bei der Furchung sich nicht betheiligt, ist weggelassen und nur durch den äusseren dunkeln Ring angedeutet. *A* Durch die erste Furche zerfällt die Stammzelle in 2 Zellen. *B* Diese beiden ersten „Furchungsstücke" zerfallen durch eine zweite (auf der ersten senkrechte) Furche in 4 Zellen. *C* Aus diesen 4 „Furchungsstücken" sind 16 Zellen geworden, indem zwischen den beiden ersten Kreuzfurchen zwei andere radiale Furchen entstanden sind, und indem die inneren Enden dieser 8-strahligen Segmente durch eine centrale Ringfurche abgeschnitten sind. *D* Ein Stadium mit 16 peripherischen Radialfurchen und etwa 4 concentrischen Ringfurchen. *E* Ein Stadium mit 64 peripherischen Radialfurchen und etwa 6 Ringfurchen. *F'* Durch fortgesetzte Bildung von Strahlfurchen und Ringfurchen ist die ganze Narbe in einen Haufen kleiner Zellen zerfallen und bildet nunmehr den linsenförmigen Maulbeerkeim (Morula). Immer geht der Furchenbildung die Theilung der Kerne vorher.

bildet jetzt einen achtstrahligen Stern. Indem nun um die Mitte eine Ringfurche entsteht, werden aus 8 dreieckigen Furchungszellen 16, von denen 8 in der Mitte, 8 ringsherum liegen (*C*). Weiterhin wechseln neue Ringfurchen und strahlige, gegen den Mittelpunkt gerichtete Furchen mehr oder minder unregelmässig mit einander

ab (*D*, *E*). Das Endresultat des Furchungs-Processes ist auch hier die Bildung einer grossen Menge kleiner Zellen von gleicher Beschaffenheit [73]). Auch hier, wie beim Fisch-Ei, setzen diese Furchungszellen eine kreisrunde, linsenförmige Scheibe zusammen, welche dem Maulbeerkeim entspricht und in eine kleine Vertiefung des weissen Dotters eingebettet ist. Zwischen der linsenförmigen Scheibe der Morula-Zellen und dem darunter gelegenen „weissen Dotter" bildet sich nun durch Ansammlung von Flüssigkeit eine kleine Höhle, ähnlich wie bei den Fischen. So entsteht

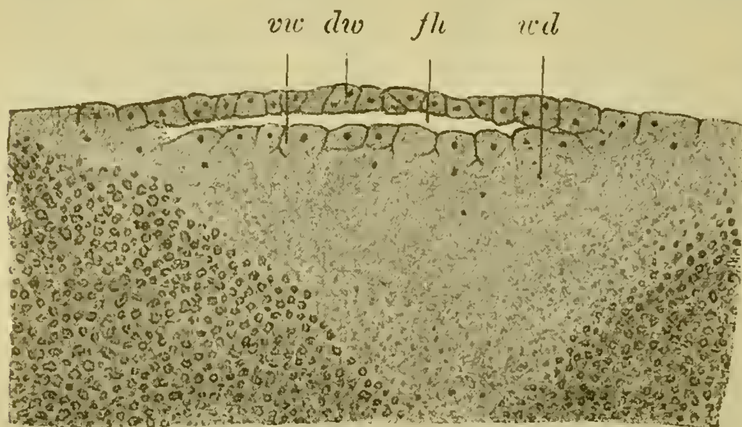
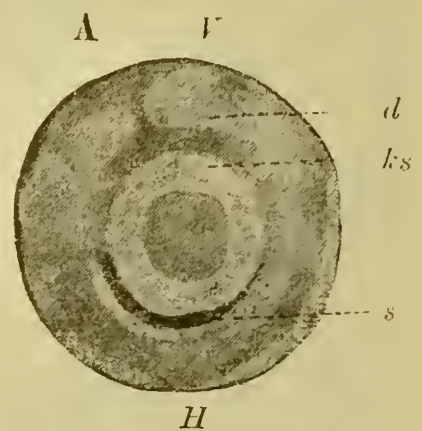


Fig. 55.



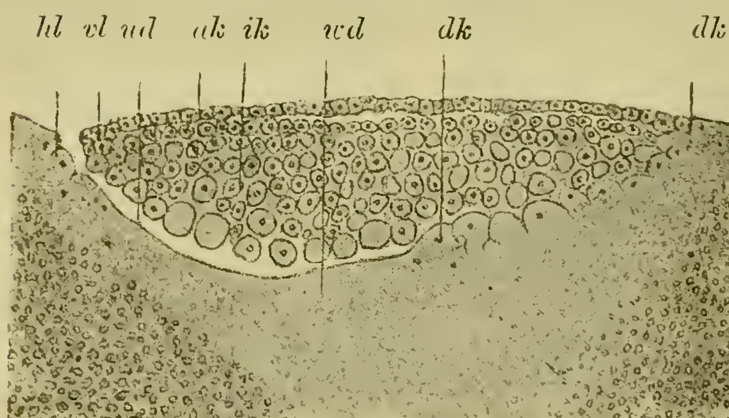


Fig. 57.

Fig. 56.

Fig. 55. **Verticaler Durchschnitt durch die Keimblase eines Hühner-Eies.** *fh* Furchungshöhle; *dw* Dorsal-Wand derselben; *vw* Ventral-Wand, unmittelbar übergehend in den „weissen Dotter" (*wd*). Nach DUVAL.

Fig. 56. **Die Keimscheibe des Hühner-Eies im Beginne der Gastrulation**; *A* vor der Bebrütung, *B* in den ersten Stunden der Bebrütung. Nach KOLLER. *ks* Keimscheibe, *V* ihr vorderer, *H* ihr hinterer Rand; *es* Keimschild; *s* Sichelrinne, *sk* Sichelknopf; *d* Dotter.

Fig. 57. **Median-Schnitt durch die Keimscheibe eines Zeisig,** nach DUVAL. *ud* Urdarm, *vl*, *hl* vordere und hintere Lippe des Urmundes (oder der Sichelrinne); *ak* äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *dk* Dotterkerne, *wd* weisser Dotter.

die eigenthümliche und schwer zu erkennende Keimblase der Vögel (Fig. 55). Die kleine Furchungshöhle dieser stark cenogenetischen Blastula (*fh*) ist sehr flach und stark zusammengedrückt. Die obere oder dorsale Wand (*dw*) wird aus einer einzigen Schicht von helleren, deutlich gesonderten Epithelzellen gebildet; diese ent-

spricht der oberen oder animalen Hemisphäre der Triton-Blastula (Fig. 45). Die untere oder ventrale Wand des flachen Spaltraumes (*vw*) setzt sich dagegen aus grösseren und dunkleren Furchungszellen zusammen, welche zum Theil noch nicht gesondert sind und unmittelbar in die Masse des darunter liegenden weissen Dotters (*wd*) übergehen; sie entspricht der unteren oder vegetalen Halbkugel der Keimblase des Wasser-Salamanders (Fig. 45 *dz*). Die Kerne der Dotterzellen, welche sich hier besonders am Rande der linsenförmigen Keimblase stark vermehren, wandern als „Merocyten" in den weissen Dotter hinein, vermehren sich durch Theilung und tragen selbst wieder zum weiteren Wachsthum der Keimscheibe bei, indem sie ihr Nahrungs-Material zuführen.

Die Invagination der Vogel-Blastula oder die typische Einstülpung der Keimblase geschieht auch hier wieder am hinteren (aboralen) Pole der späteren Hauptaxe, in der Mitte des hinteren Randes der kreisrunden Keimscheibe (Fig. 56 *s*). Hier ist die Vermehrung der Furchungszellen am lebhaftesten; daher liegen hier zahlreichere und kleinere Zellen als in der Vorderhälfte der Keimscheibe. Der Randwulst oder der verdickte Keimscheiben-Rand ist hinten trüber, mehr weisslich und setzt sich schärfer von der Umgebung ab. In der Mitte seines Hinterrandes erscheint eine weisse, halbmondförmige Rinne, die „Sichelrinne" von Koller (Fig. 56 *s*); ein kleiner, nach vorn gerichteter Fortsatz in ihrer Mitte ist der Sichelknopf (*sk*). Dieser bedeutungsvolle Spalt ist der Urmund, den man hier schon seit Langem als „Primitiv-Rinne" beschrieben hat. Macht man durch diesen Theil einen senkrechten Median-Schnitt (in der Mittel-Ebene oder Sagittal-Ebene), so sieht man, dass sich vom Urmunde aus ein flacher und breiter Spaltraum unter die Keimscheibe nach vorn erstreckt; das ist der Urdarm (Fig. 57 *ud*). Seine Decke oder Dorsal-Wand wird durch den eingestülpten oberen Theil der Keimblase gebildet, deren Furchungshöhle nur noch als ein unbedeutender Spaltraum sichtbar ist, oben von der einfachen Zellenschicht des äusseren Keimblattes begrenzt (*ak*), unten von der mehrfachen Zellenschicht des inneren Keimblattes (*ik*). Den Boden des flachen Urdarms oder seine Ventralwand bildet der weisse Dotter (*wd*), in welchem zahlreiche Dotterkerne (*dk*) vertheilt sind. Lebhafte Vermehrung dieser Merocyten ist am Rande der Keimscheibe, und besonders in der Umgebung des sichelförmigen Urmundes bemerkbar.

Schnitte durch spätere Zustände dieser scheibenförmigen Vogel-Gastrula lehren, dass die Urdarmhöhle, als flache Tasche vom Urmunde nach vorn sich ausdehnend, den ganzen Bezirk der

kreisrunden, flach-linsenförmigen Keimblase unterhöhlt (Fig. 58 *ud*). Gleichzeitig verschwindet allmählich die spaltförmige Furchungshöhle, indem das eingestülpte innere Keimblatt (*ik*) sich von unten an das darüberliegende äussere Keimblatt (*ak*) anlegt. Der typische Process der I n v a g i n a t i o n, obwohl sehr maskirt, ist also auch hier deutlich nachweisbar, wie zuerst Goette und Rauber, später Duval (Fig. 58) gezeigt haben.

Die älteren Embryologen (Pander, Baer, Remak), in neuerer Zeit namentlich Kölliker, His u. A. hatten behauptet, dass die beiden primären Keimblätter des Hühner-Eies — des ältesten

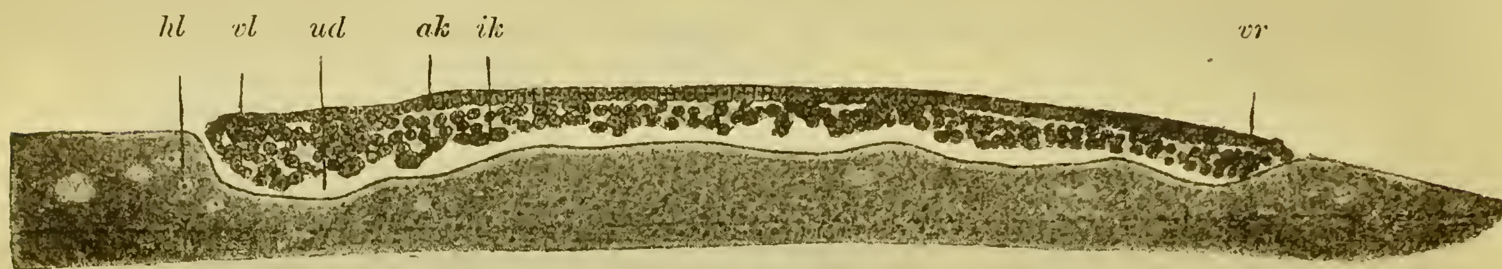


Fig. 58.

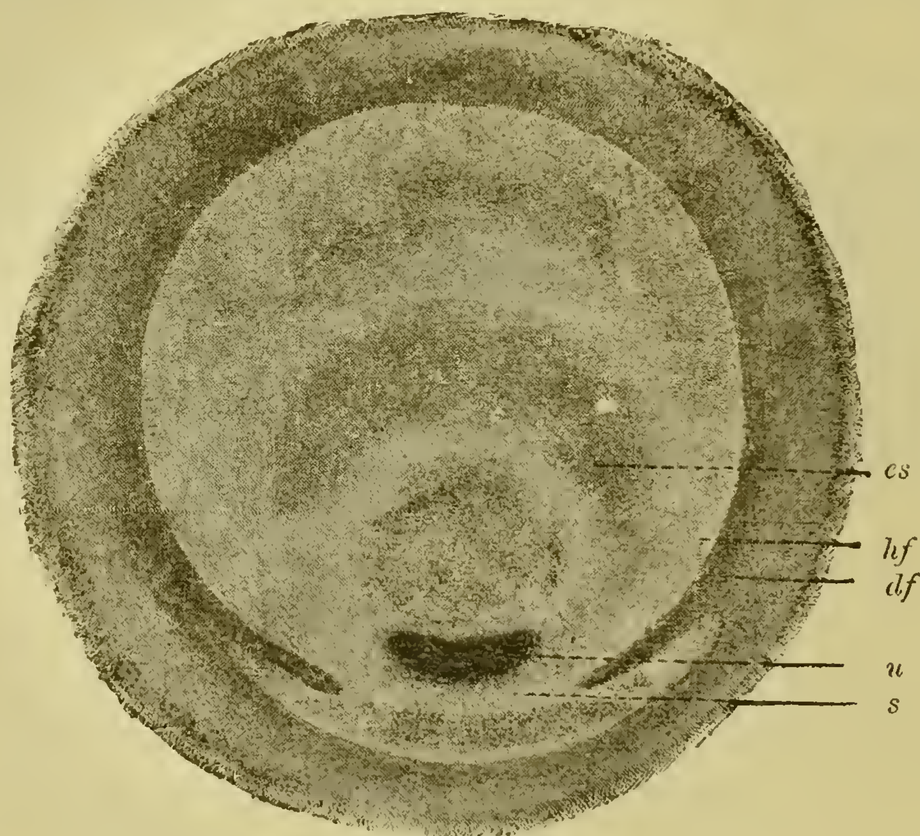


Fig. 59.

Fig. 58. **Längsschnitt durch die Scheiben-Gastrula der Nachtigall**, nach Duval. *ud* Urdarm, *vl*, *hl* vordere und hintere Lippe des Urmundes; *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt. *vr* Vorder-Rand der Discogastrula.

Fig. 59. **Keimscheibe der Eidechse** (*Lacerta agilis*), nach Kupffer. *u* Urmund, *s* Sichel, *es* Embryonal-Schild, *hf* und *df* heller und dunkler Fruchthof.

und am meisten untersuchten Beobachtungs-Objectes! — durch horizontale S p a l t u n g einer einfachen „Keimscheibe" entstünden. Dieser herrschenden Ansicht gegenüber hatte ich schon

in meiner „Gastraea-Theorie“ (1873) die Behauptung aufgestellt, dass die scheibenförmige Gastrula der Vögel, gleich derjenigen aller anderen Wirbelthiere, durch Einstülpung (Einfaltung oder Invagination) entstehe, und dass dieser typische Process nur durch die colossale Ausbildung des kugeligen Nahrungsdotters und die flache Ausbreitung der scheibenförmigen Keimblase an einer Stelle seiner Oberfläche eigenthümlich abgeändert und verdeckt sei. Ich hatte damals diese Ansicht durch die monophyletische Abstammung der Wirbelthiere zu begründen versucht, und namentlich durch den Nachweis, dass die Vögel von den Reptilien, wie diese von den Amphibien abstammen. Wenn das aber richtig ist, so muss auch die scheibenförmige Gastrula jener Amnioten ebenso durch Einstülpung einer hohlen Keimblase entstanden sein, wie das von der scheibenförmigen Gastrula der Amphibien, ihrer directen Vorfahren, schon seit Remak und Rusconi bekannt ist. Die genauen und höchst sorgfältigen Beobachtungen der genannten Autoren (Goette, Rauber, Duval) haben in neuerer Zeit dafür bei den Vögeln entscheidende Beweise geliefert, wie es bei den Reptilien durch die schönen Beobachtungen von Kupffer, Benecke, Wenkebach u. A. geschehen ist. An der schildförmigen Keimscheibe der Eidechsen (Fig. 59), der Crocodile, der Schildkröten und anderer Reptilien findet sich in der Mitte des hinteren Randes (an derselben Stelle, wo die Sichelrinne der Vögel liegt) ein Querspalt (*u*), der in einen flachen, taschenförmigen Blindsack hineinführt, den Urdarm. Die vordere (dorsale) und hintere (ventrale) Lippe des Querspaltes verhalten sich ganz ebenso wie die Lippen des Urmundes (oder der Sichelrinne) bei den Vögeln.

Von dieser besonderen Keimungs-Form der Sauropsiden (Reptilien und Vögel) ist nun auch die Gastrulation der Säugethiere abzuleiten. Denn diese jüngste und höchst entwickelte Wirbelthier-Klasse ist, wie wir später sehen werden, erst in verhältnissmässig später Zeit aus einer älteren Reptilien-Gruppe, den Theriosauriern, hervorgegangen; und alle diese Amnioten müssen von einer gemeinsamen älteren Stammform, den Protamnioten oder Proreptilien, ursprünglich abstammen. Also muss auch die besondere Keimungsform der Säugethiere durch cenogenetische Abänderungen aus der älteren Gastrulations-Form der Sauropsiden entstanden sein. Die Anerkennung dieses Satzes ist die erste Vorbedingung für das phylogenetische Verständnis der Keimblätter-Bildung der Säugethiere, und also auch des Menschen.

Diesen fundamentalen Satz habe ich zuerst 1877 in meinem Aufsatze „Ueber die Gastrulation der Säugethiere“ aufgestellt und

dadurch zu beweisen gesucht, dass ich eine phylogenetische Rückbildung des Nahrungsdotters und des Dottersackes auf dem Wege von den Proreptilien zu den Säugethieren annahm (l. c. p. 257). „Das cenogenetische Anpassungs-Verhältniss, welches die Rückbildung des rudimentären Dottersackes der Säugethiere veranlasst hat, liegt klar auf der Hand. Es ist die Anpassung an den lange dauernden Aufenthalt im Uterus der lebendig gebärenden Säugethiere, deren Vorfahren sicher eierlegend waren. Indem der Proviant-Vorrath des mächtigen Nahrungsdotters, welchen die oviparen Vorfahren dem gelegten Ei mit auf den Weg gaben, durch die Anpassung an den längeren Aufenthalt im Fruchtbehälter bei ihren viviparen Epigonen überflüssig wurde, und indem hier das mütterliche Blut in der Uterus-Wand sich zur wichtigsten Nahrungsquelle gestaltete, musste natürlich der überflüssig gewordene Dottersack durch embryonale Anpassung rückgebildet werden.“ (Nachträge zur Gastraea-Theorie, S. 258.)

Diese meine Auffassung fand damals sehr wenig Anklang und wurde namentlich von Kölliker, Hensen und His entschieden bekämpft; trotzdem hat sie sich allmählig eingebürgert und hat neuerdings durch eine grosse Anzahl vortrefflicher Beobachtungen über die Gastrulation der Säugethiere eine sichere Begründung erfahren; vor Allem durch die ausgezeichneten Untersuchungen von Eduard Van Beneden über die Kaninchen und Fledermäuse, von Selenka über die Beutelthiere und Nagethiere, von Heape und Lieberkühn über den Maulwurf, von Kupffer und Keibel über die Nagethiere, von Bonnet über die Wiederkäuer u. A. Von allgemeinen vergleichenden Gesichtspunkten aus haben namentlich Carl Rabl in seiner Theorie des Mesoderms, Oscar Hertwig in der neuesten (III.) Auflage seines Lehrbuchs (1890), und Hubrecht in den „Studies in Mammalian Embryology“ (1891) jene Auffassung unterstützt und die eigenthümlich abgeänderte Keimung der Säugethiere von der Gastrulation der Reptilien abzuleiten versucht.

Inzwischen wurde auch (1884) durch die Beobachtungen von Wilhelm Haacke und Caldwell die sehr interessante, schon lange vermuthete Thatsache erwiesen, dass die niedersten Säugethiere, die Schnabelthiere oder Monotremen, Eier legen, wie die Vögel und Reptilien, und nicht lebendige Junge gebären, gleich den übrigen Mammalien. Obgleich nun die Gastrulation der Monotremen noch nicht beobachtet werden konnte, so kann es doch bei der beträchtlichen Grösse ihres Nahrungsdotters keinem Zweifel unterliegen, dass ihre Eifurchung discoidal sein und in gleicher Weise zur Bildung einer sichelmündigen Discogastrula führen wird,

wie bei den Reptilien und Vögeln. Ich habe daher die Monotremen schon 1875 (in meiner Abhandlung über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere", p. 65) zu den discoblastischen Vertebraten gestellt. Vielleicht gilt dasselbe sogar noch von einem Theile der Beutelthiere, während ein anderer Theil derselben nach den schönen Untersuchungen von SELENKA ein Verbindungsglied zwischen jenen und den Placentalthieren herstellt.

Fig. 60. **Ei des Opossum** (*Didelphys*) **in Viertheilung**, nach SELENKA. *b* die 4 Blastomeren *r* Richtungskörper. *c* Kernlose Gerinnsel. *p* Eiweisshülle.

Fig. 61. **Keimblase des Opossum** (*Didelphys*), nach SELENKA. *a* Animal-Pol der Blastula. *v* Vegetal-Pol. *en* Mutterzelle des Entoderms. *ex* Exodermzellen. *s* Spermidien. *ib* kernlose Dotterballen (Reste des Nahrungsdotters). *p* Eiweisshülle.

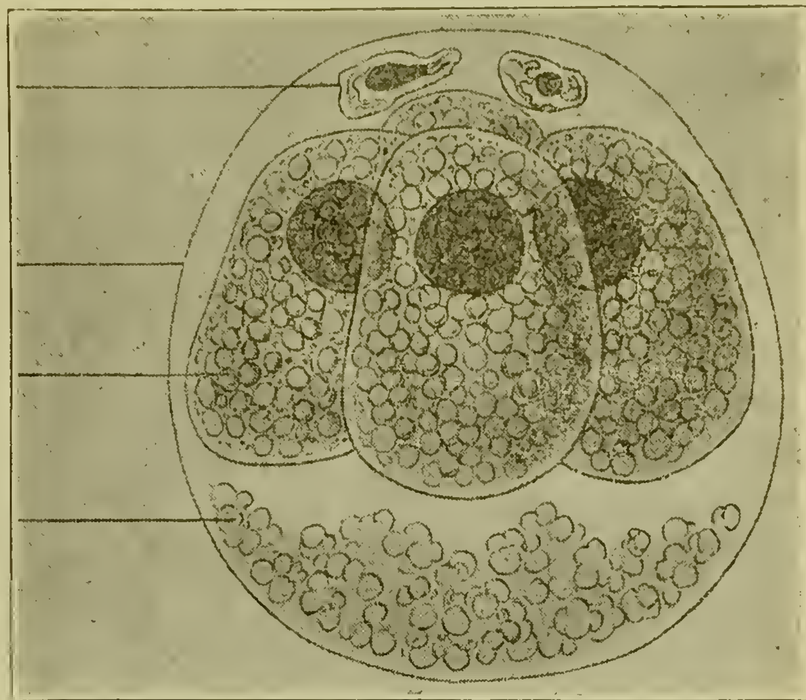


Fig. 60.

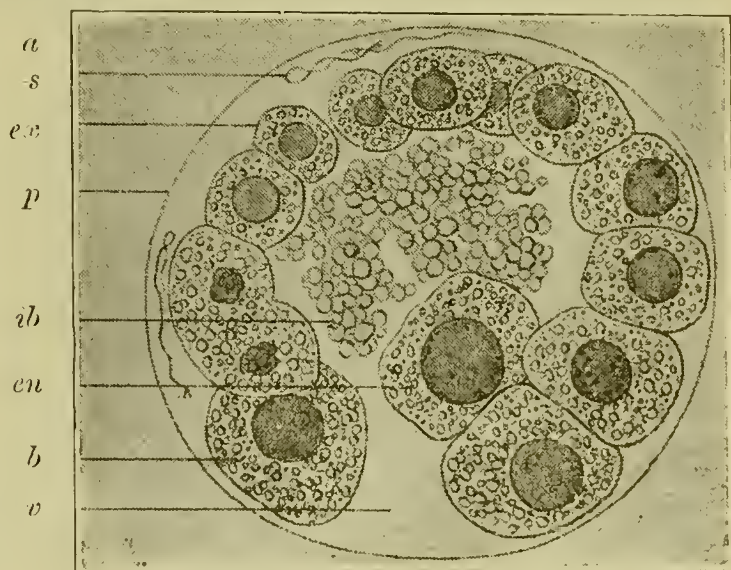


Fig. 61.

Das befruchtete Ei der Beutelratte oder des Opossum (*Didelphys*) zerfällt nach SELENKA zuerst in 2, dann in 4, darauf in 8 gleiche Zellen; die Eifurchung ist also anfangs eine äquale oder gleichmässige. Erst im weiteren Verlaufe der Zellen-Theilung sondert sich eine grössere, durch trüberes Plasma und grösseren Gehalt an Dotterkörnern ausgezeichnete Zelle (die Mutterzelle des Entoderms, Fig. 61 *en*) von den übrigen Blastomeren ab; letztere vermehren sich rascher, erstere langsamer. Indem sich weiterhin reichliche Flüssigkeit in der Morula ansammelt, entsteht eine kugelige Keimblase, deren Wand von ungleicher Dicke ist, ähnlich der des Amphioxus (Fig. 38 *E*) und der Amphibien (Fig. 45). Die obere oder animale Hemisphäre wird von einer grösseren Anzahl

kleinerer Zellen gebildet, die untere oder vegetale Halbkugel hingegen von einer kleineren Anzahl grösserer Zellen. Eine von diesen letzteren, durch besondere Grösse ausgezeichnet (Fig. 61 *en*) liegt am Vegetal-Pol der Keimblasen-Axe, an der Stelle, wo sich später der Urmund (Prostoma) bildet. Diese ist die Mutterzelle des Entoderms; sie beginnt nun ebenfalls sich durch Theilung zu vermehren, und ihre Tochterzellen (Fig. 62 *i*) breiten sich, von dieser Stelle ausgehend, allmählig über die Innenfläche der Keimblase, zunächst



Fig. 62. **Keimblase des Opossum** (*Didelphys*) im Beginne der Gastrulation, nach SELENKA. *e* Exoderm. *i* Entoderm. *a* Animalpol. *u* Urmund am Vegetal-Pol. *f* Furchungshöhle *d* Kernlose Dotterballen (Reste des reducirten Nahrungsdotters). *c* Kernlose Gerinnsel (ohne Dotterkörner).

nur über ihre vegetale Halbkugel aus. Die trüberen Entoderm-Zellen (*i*) unterscheiden sich anfangs durch mehr rundliche Form und dunklere Kerne von den höheren und helleren, mehr länglichen Exoderm-Zellen (*e*); später werden beide stark abgeplattet, die inneren Keimblatt-Zellen noch mehr als die äusseren.

Sehr bemerkenswerth sind die kernlosen Dotterballen und Gerinnsel (Fig. 62 *d*), welche in der Flüssigkeit der Keimblase bei diesen Beutelthieren sich finden; sie sind als die Reste des phylogenetisch rückgebildeten Nahrungsdotters zu deuten, welcher bei ihren Vorfahren, den Monotremen, ebenso wie bei den Reptilien entwickelt war.

Im weiteren Verlaufe der Gastrulation vom Opossum geht die eiförmige Gestalt der Gastrula (Fig. 63) allmählig in die kugelige über, indem eine grössere Menge von Flüssigkeit sich in der Blase ansammelt. Zugleich breitet sich das Entoderm (Fig. 64 *i*) immer weiter an der Innenfläche des Exoderms (*e*) aus. Es entsteht eine kugelige Blase, deren Wand aus zwei dünnen, einfachen Zellenschichten besteht; die Zellen des äusseren Keimblattes sind rund-

licher, die des inneren platter. In der Gegend des Urmundes (*p*) sind die Zellen weniger flach und zeigen reichliche Vermehrung. Von hier geht auch die Bildung des Mesoderms aus, und zwar von der hinteren (ventralen) Lippe des Urmundes oder Prostoma, der sich in einen medianen Längsspalt, die Primitivrinne, auszieht.

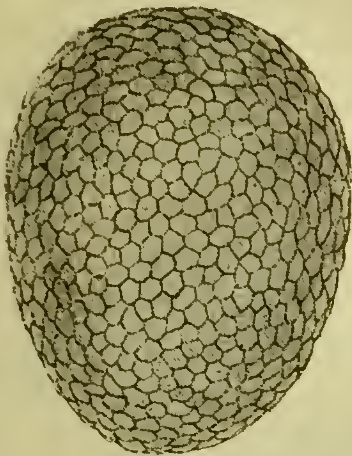


Fig. 63.

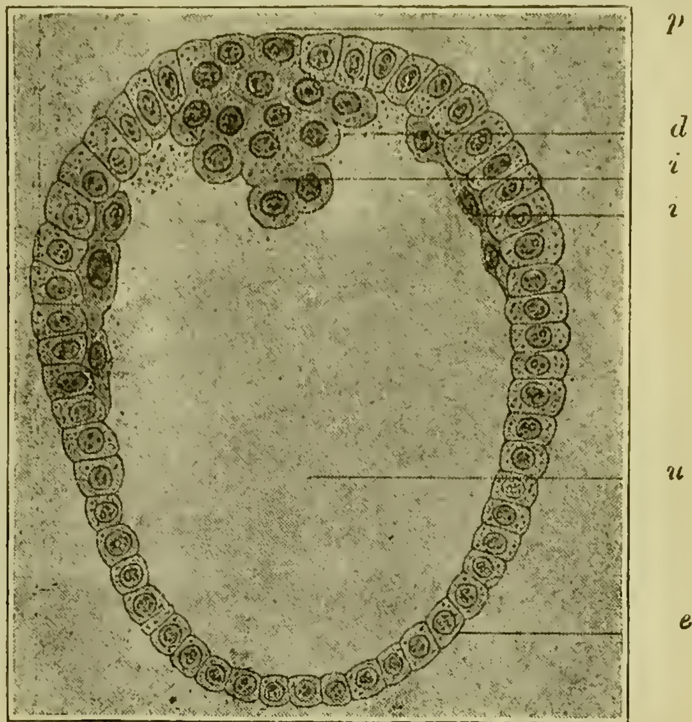


Fig. 64.

Fig. 63. **Eiförmige Gastrula des Opossum** (*Didelphys*), etwa 8 Stunden alt, nach SELENKA (von aussen gesehen).

Fig. 64. **Längsschnitt durch dieselbe Gastrula** (Fig. 63). Nach SELENKA. *p* Urmund (Prostoma). *e* Exoderm, *i* Entoderm. *d* Dotterreste in der Urdarmhöhle (*u*).

Noch stärker cenogenetisch abgeändert und abgekürzt, als bei den Beutelthieren, erscheint die Gastrulation bei den Placental-Thieren. Dieselbe ist erst vor 16 Jahren (1875) durch die ausgezeichneten Untersuchungen von VAN BENEDEN bekannt geworden, und zwar zuerst am Ei des Kaninchens. Da aber auch der Mensch zu dieser Unterklasse gehört, und da seine noch unbekannte Gastrulation nicht wesentlich von derjenigen der anderen Placental-Thiere verschieden sein wird, verdient sie die genaueste Untersuchung. Zunächst fällt hier die besondere Eigenthümlichkeit auf, dass schon die beiden ersten Furchungszellen, welche aus der Theilung der befruchteten Eizelle (Fig. 65) hervorgehen, an Grösse und Beschaffenheit verschieden sind; bald sind diese Unterschiede geringer (Fig. 66), bald auffallender. Die eine von diesen beiden ältesten Tochterzellen der Cytula — oder den „beiden ersten Blastomeren" — ist etwas grösser, heller und durchsichtiger als die andere. Auch färbt sich die kleinere Furchungszelle in Carmin, Osmium u. s. w. viel intensiver als die grössere. Dadurch offenbaren beide Zellen schon ihre wichtige Beziehung zu den beiden Urkeimblättern: die hellere und festere Furchungszelle

(Fig. 66 *e*) ist die Mutterzelle des Exoderms; die dunklere und weichere Furchungszelle (Fig. 66 *i*) ist die Mutterzelle des Entoderms. Alle Zellen des äusseren Keimblattes oder Hautblattes sind Abkömmlinge der Exoderm-Mutterzelle (Taf. II, Fig. 13 *e*). Ebenso sind sämmtliche Zellen des inneren Keimblattes oder Darmblattes Nachkommen der Entoderm-Mutterzelle (Taf. II, Fig. 13 *i*). Dasselbe interessante Verhältniss, welches uns hierin die Säugethiere bieten, zeigen viele niedere Thiere noch mehr ausgesprochen. Bei vielen Würmern z. B. zerfällt die Stammzelle bei beginnender Furchung in zwei Furchungs-

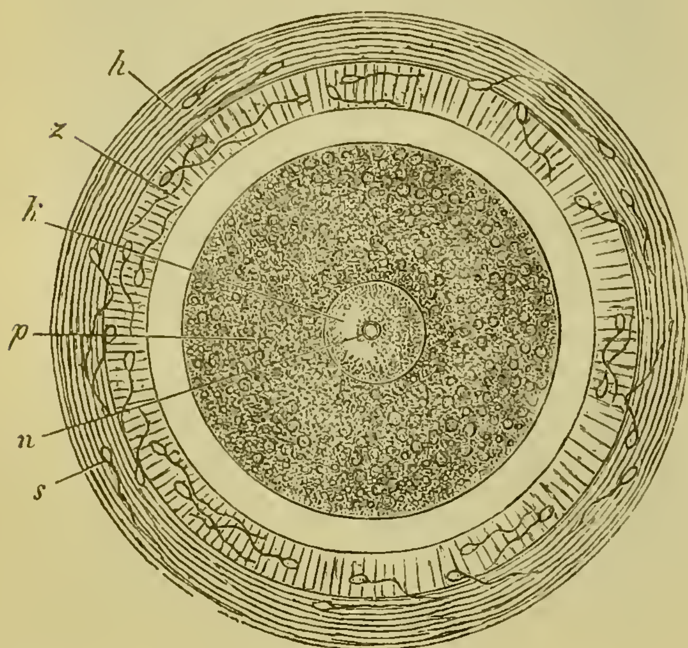


Fig. 65.

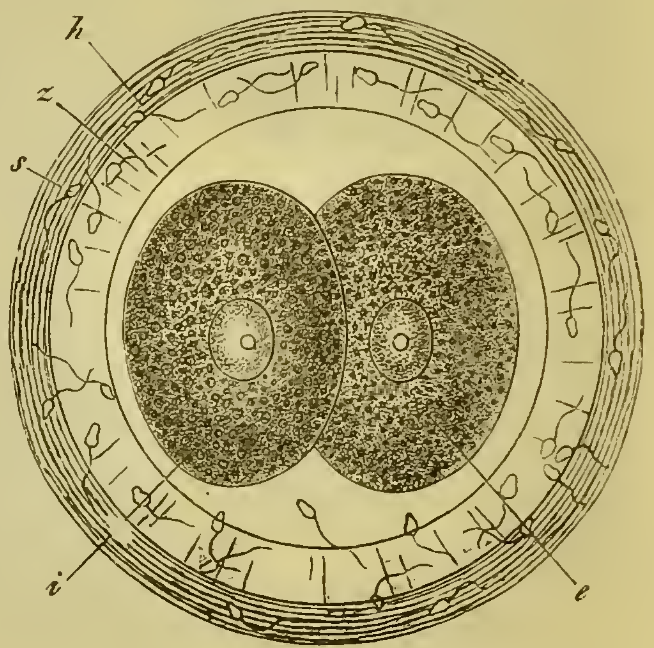


Fig. 66.

Fig. 65. **Stammzelle oder Cytula des Säugethieres** (vom Kaninchen). *k* Stammkern. *n* Kernkörperchen. *p* Protoplasma der Stammzelle. *z* Veränderte Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle. *s* Todte Spermazellen.

Fig. 66. **Beginnende Furchung des Säugethier-Eies** (vom Kaninchen). Die Stammzelle ist in zwei ungleiche Zellen zerfallen: die hellere Mutterzelle des Hautblattes (*e*) und die dunklere Mutterzelle des Darmblattes (*i*). *z* Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle. *s* Todte Spermazellen.

zellen von sehr ungleicher Grösse und chemischer Beschaffenheit. Die Exoderm-Mutterzelle ist hier oft vielmals kleiner als die Entoderm-Mutterzelle, welche einen mächtigen Proviant-Vorrath von Nahrungsdotter enthält.

Die beiden ersten Furchungszellen des Kaninchens, welche wir demnach als die Mutterzellen der beiden primären Keimblätter betrachten müssen, zerfallen nun durch gleichzeitige Theilung in je zwei Zellen (Fig. 67; Taf. II, Fig. 14). Diese vier Furchungszellen liegen gewöhnlich in zwei verschiedenen, auf einander senkrechten Ebenen (seltener in einer Ebene). Die zwei grösseren und helleren Zellen (Fig. 67 *e*), die Tochterzellen der Exoderm-

Mutterzelle, färben sich in Carmin weniger intensiv, als die beiden kleineren und dunkleren Zellen, die Töchter der Entoderm-Mutterzelle (Fig. 67 *i*). Die Linie, welche die Mittelpunkte der beiden letzteren Furchungskugeln verbindet, steht gewöhnlich senkrecht auf der Linie, welche die beiden ersteren verbindet. Nunmehr zerfällt jede von diesen 4 Zellen durch Theilung abermals in 2 gleiche Tochterzellen; wir bekommen a c h t F u r c h u n g s z e l l e n, die Urenkelinnen der Stammzelle (Fig. 68). Vier grössere, festere und hellere Zellen liegen in einer Ebene: die Enkelinnen der Exoderm-

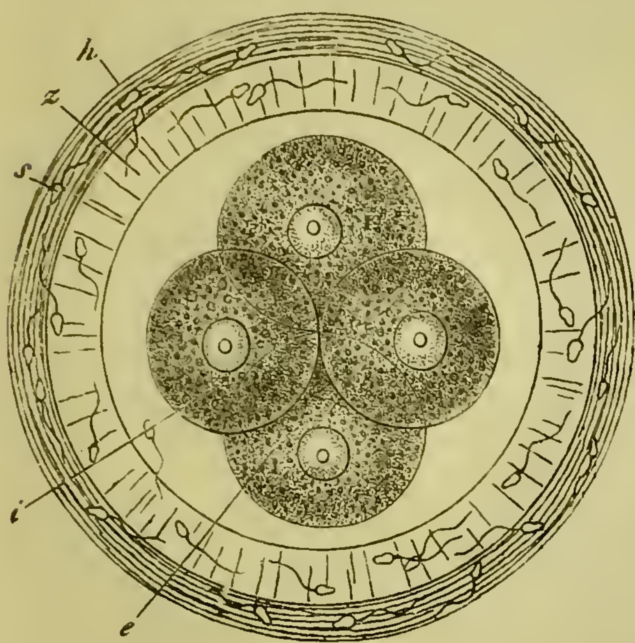


Fig. 67.

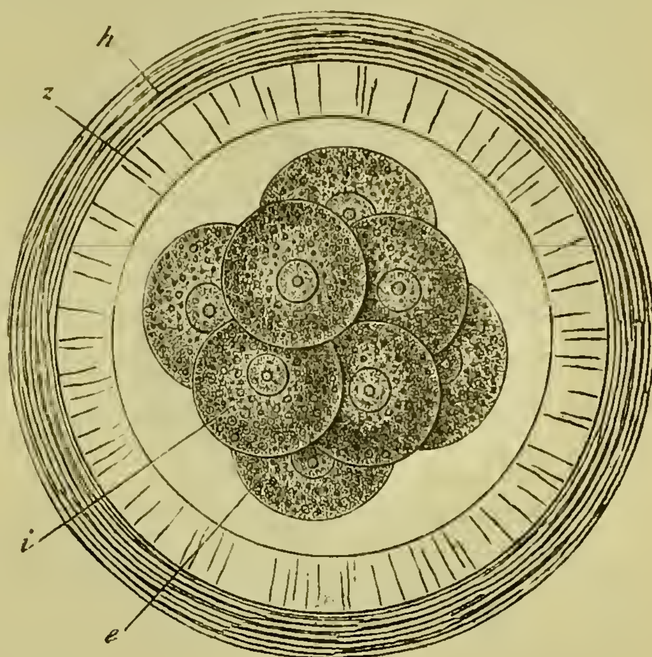


Fig. 68.

Fig. 67. **Die vier ersten Furchungszellen des Säugethieres** (vom Kaninchen). *e* Die beiden Exoderm-Zellen (grösser und heller). *i* Die beiden Entoderm-Zellen (kleiner und dunkler). *z* Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle.

Fig. 68. **Säugethier-Ei mit acht Furchungszellen** (vom Kaninchen). *e* Vier Exoderm-Zellen (grösser und heller). *i* Vier Entoderm-Zellen (kleiner und dunkler). *z* Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle.

Mutterzelle. Vier kleinere, weichere und dunklere Zellen liegen in einer zweiten, jener parallelen Ebene: die Enkelinnen der Entoderm-Mutterzelle. Wenn wir die Mittelpunkte von je zwei entgegengesetzten Furchungszellen einer Ebene durch gerade Linien verbinden, so schneiden sich diese letzteren unter rechten Winkeln. Aber die vier Verbindungslinien beider parallelen Ebenen zusammen schneiden sich unter Winkeln von 45 Grad.

Jetzt aber verändern die acht Furchungszellen ihre ursprüngliche Lage und ihre kugelige Gestalt. Eine von den vier Entoderm-Zellen tritt in die Mitte des Zellenhaufens und bildet zusammen mit den drei anderen eine Pyramide (oder ein Tetraeder). Die vier Exodermzellen legen sich über die Spitze dieser Pyramide

haubenförmig herüber (Taf. II, Fig. 15). Das ist der Anfang eines Keimungsprocesses, den wir als abgekürzte Wiederholung der Einstülpung der Keimhaut auffassen müssen und der zur Gastrula-Bildung führt. Von jetzt an folgt die weitere Furchung des Säugethier-Eies einem Rhythmus, der demjenigen des Frosch-Eies im Wesentlichen gleich ist. Während bei der ursprünglichen (oder primordialen) Eifurchung der Rhythmus in regelmässig geometrischer Progression fortschreitet (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 u. s. w.), so ist die Zahlenfolge der abgeänderten Progression beim Säugethier-Ei dieselbe wie beim Amphibien-Ei: 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 48, 64, 96, 160 u. s. w. (vergl. die V. Tabelle). Das rührt davon her, dass von jetzt an die lebhafteren Exoderm-Zellen sich rascher vermehren als die trägeren Entoderm-Zellen. Die letzteren bleiben immer etwas hinter den ersteren zurück und werden von ihnen umwachsen. Diese Umwachsung oder *Epibolie* der inneren Darmblatt-Zellen ist aber im Grunde nichts Anderes, als die Einstülpung oder *Invagination* der vegetalen Halbkugel in die animale Hemisphäre der Keimblase; d. h. die Bildung einer Gastrula (Fig. 69)[69].

Zunächst folgt also jetzt ein Stadium, in welchem der Säugethier-Keim aus 12 Furchungszellen besteht. 4 dunklere Entoderm-Zellen bilden eine dreiseitige Pyramide, die von einer Haube von 12 helleren Exoderm-Zellen bedeckt ist (Taf. II, Fig. 15 im Durchschnitt). Das nächste Stadium, mit 16 Furchungszellen, zeigt uns 4 Entodermzellen im Inneren, 4 andere aussen und unten; während die 8 Exoderm-Zellen in Gestalt einer halbkugeligen Haube die obere Hälfte des Keimes bedecken. Die letztere umwächst die innere Zellenmasse noch mehr, indem nun aus den 8 Exoderm-Zellen 16 werden; von den 8 Entoderm-Zellen liegen 3, 4 oder 5 im Inneren, 5, oder entsprechend 4 oder 3, an der Basis des kugeligen Keims (Taf. II, Fig. 16). Auf dieses Stadium von 24 Zellen folgt eins mit 32, indem auch die 8 Entodermzellen sich verdoppeln. Weiterhin folgen nun Keimformen mit 48 Furchungszellen (32 Exoderm, 16 Entoderm); 64 Furchungszellen (32 Hautblatt, 32 Darmblatt); 96 Furchungszellen (64 Exoderm, 32 Entoderm) u. s. w.

Wenn die Zahl der Furchungszellen beim Säugethier-Keim auf 96 gestiegen ist (beim Kaninchen ungefähr 70 Stunden nach der Befruchtung), tritt die charakteristische Form der Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*) deutlich hervor (Fig. 69; vergl. Taf. II, Fig. 17, im Durchschnitt). Der kugelige Keim besteht aus einer centralen Masse von 32 weichen, rundlichen, dunkelkörnigen Ento-

dermzellen, welche durch gegenseitigen Druck vieleckig abgeplattet sind und sich mit Osmium-Säure dunkelbraun färben (Fig. 69 *i*). Diese centrale dunkle Zellenmasse ist umgeben von einer helleren kugeligen Hülle, gebildet aus 64 würfelförmigen, kleineren und feinkörnigen Exoderm-Zellen, die in einer einzigen Schicht nebeneinander liegen und sich durch Osmiumsäure nur sehr schwach färben (Fig. 69 *e*). Nur an einer einzigen Stelle ist diese Exoderm-Hülle unterbrochen, indem 1, 2 oder 3 Entoderm-Zellen hier frei zu Tage treten. Diese letzteren bilden den Dotterpfropf und füllen den Urmund der Gastrula aus (*o*). Die centrale Urdarmhöhle (*d*) ist von Entoderm-Zellen erfüllt (Taf. II, Fig. 17). Die einaxige oder monaxonie Grundform der Säugethier-Gastrula ist dadurch deutlich ausgesprochen [69].

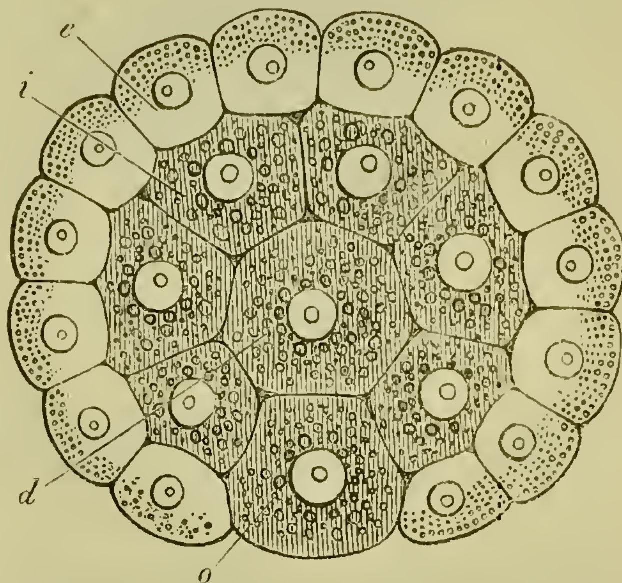


Fig. 69. **Gastrula des Säugethieres** (Epigastrula vom Kaninchen), im Längsschnitt durch die Axe. *e* Exoderm-Zellen (64, heller und kleiner). *i* Entoderm-Zellen (32, dunkler und grösser). *d* Centrale Entoderm-Zelle, die Urdarmhöhle ausfüllend. *o* Peripherische Entoderm-Zelle, die Urmundöffnung verstopfend (Dotterpfropf im Rusconi'schen After).

Im weiteren Verlaufe der Gastrulation entsteht nun aus dieser eigenthümlichen, soliden Amphigastrula der Placentalthiere ebenso eine grosse, kugelige „Keimblase“, wie wir es vorher bei den Beutelthieren gefunden haben. Durch Ansammlung von Flüssigkeit bildet sich in der soliden Gastrula (Fig. 70 *A*) eine excentrische Höhle, und zwar in der Weise, dass an einer bestimmten Stelle der Haufen der dunkleren Entoderm-Zellen (*hy*) in directem Zusammenhang mit der kugeligen Hüll-Schicht der helleren Exoderm-Zellen (*ep*) bleibt. Diese Stelle entspricht dem ursprünglichen Urmunde (Prostoma oder Blastoporus). Von dieser bedeutungsvollen Stelle ausgehend breitet sich später das innere Keimblatt ringsum an der Innenfläche des äusseren aus, dessen Zellenschicht die Wand der Hohlkugel bildet; die Ausbreitung schreitet ringsum vom vegetalen Pole fort gegen den animalen Pol hin.

Somit ist denn auch die Gastrulation der Placentalthiere, die sich am weitesten von derjenigen des Amphioxus, der ursprünglichsten Form entfernt, auf denselben Typus der ursprünglichen Bildung zurückgeführt, auf die Invagination einer modificirten

Blastula. Die besondere Eigenthümlichkeit derselben besteht darin, dass der eingestülpte Theil der Keimhaut keinen vollkommen geschlossenen (nur am Urmund offenen) Blindsack darstellt, wie gewöhnlich; sondern dass dieser Blindsack an der ventralen (dem dorsalen Urmunde entgegengesetzten) Wölbung eine weite Oeffnung besitzt; durch diese Oeffnung communicirt der entstehende Urdarm von Anfang an mit der Keimhöhle der Blastula. Das eingestülpte

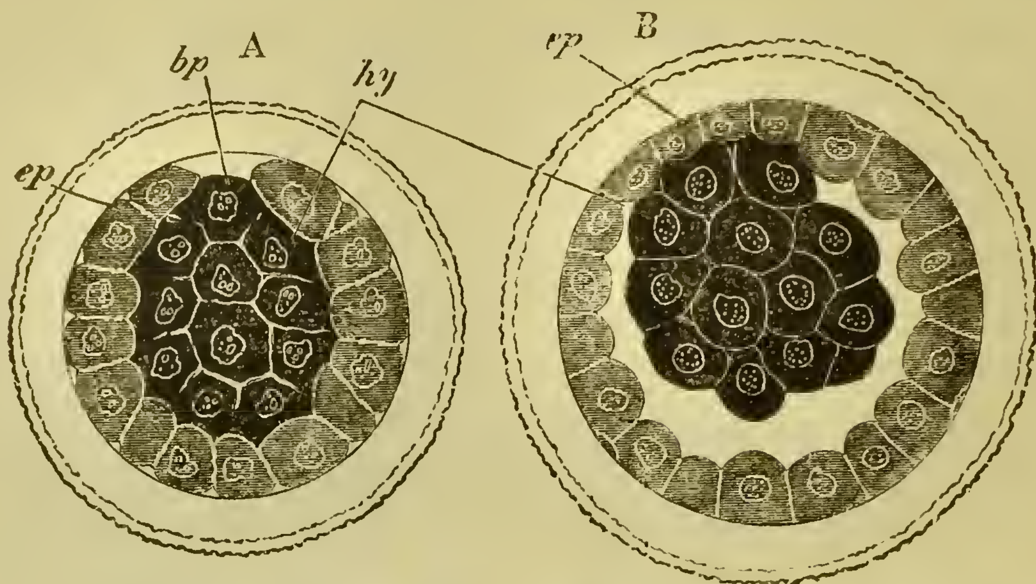


Fig. 70. Gastrula des Kaninchens. *A* als solider kugeliger Zellenhaufen, *B* in die Keimdarmblase sich umwandelnd. *bp* Urmund. *ep* Exoderm. *hy* Entoderm.

haubenförmige Entoderm wuchert mit freiem, ringförmigem Rande an der Innenfläche des Entoderms gegen den Vegetal-Pol hin; erst wenn es diesen erreicht und die Innenfläche der Keimblase vollständig umwachsen hat, erfolgt hier der Schluss des Urdarms. Jener auffallende directe Uebergang der Urdarmhöhle in die Furchungshöhle erklärt sich einfach durch die unentbehrliche Annahme, dass bei den meisten Säugethieren die Dottermasse rückgebildet ist, welche die ältesten Formen dieser Klasse (die Monotremen) und ihre Vorfahren (die Reptilien) noch besitzen. Somit ist die wesentliche Einheit der Gastrulation für alle Wirbelthiere, trotz der auffallenden Unterschiede in den einzelnen Klassen, nunmehr klar erwiesen.

Um unsere Uebersicht über die wichtigen Vorgänge der Eifurchung und Gastrulation zu vervollständigen, wollen wir nun schliesslich noch einen flüchtigen Blick auf die vierte Hauptform derselben werfen, auf die oberflächliche Furchung (*Segmentatio superficialis*, Taf. III, Fig. 25—30). Bei den Wirbelthieren kommt diese Hauptform gar nicht vor. Dagegen spielt sie die grösste Rolle in dem umfangreichen Stamme der Gliederthiere, bei den

Insecten, Spinnen, Tausendfüssen und Krebsen. Die daraus hervorgehende eigenthümliche Form der Gastrula ist die Blasengastrula (*Perigastrula*, Taf. III, Fig. 29).

Bei den Eiern, welche dieser oberflächlichen oder superficialen Furchung unterliegen, ist ebenso, wie bei den vorher betrachteten Eiern der Vögel, Reptilien, Fische u. s. w., der Bildungsdotter vom Nahrungsdotter scharf getrennt; und nur der erstere unterliegt der Furchung, an welcher der letztere zunächst gar keinen Antheil nimmt. Während aber bei den „telolecithalen Eiern“ mit scheibenförmiger Gastrulation der Bildungsdotter excentrisch, an einem Pole des einaxigen Eies liegt, und der Nahrungsdotter am anderen Pole angehäuft ist, so sehen wir dagegen bei den Eiern mit oberflächlicher Furchung den Bildungsdotter auf der ganzen Oberfläche des Eies ausgebreitet; er umschliesst „blasenförmig“ den Nahrungsdotter, welcher central, in der Mitte dieser „centrolecithalen Eier“ abgelagert ist. Da nun die Furchung bloss den ersteren, nicht den letzteren betrifft, so muss dieselbe natürlich ganz „oberflächlich“ verlaufen; der Nahrungsvorrath, der in der Mitte angehäuft ist, bleibt davon unberührt. Im Uebrigen verläuft diese oberflächliche Furchung meist ganz regelmässig, wie die ursprüngliche Furchung, in geometrischer Progression (Taf. III, Fig. 25—30 stellt einige Zustände derselben auf senkrechten Meridianschnitten durch die ellipsoiden Eier eines Krebses, *Peneus* dar). Der Stammkern oder „erste Furchungskern“, welcher ursprünglich im Mittelpunkte der Stammzelle liegt, theilt sich zunächst in 2, dann in 4 und 8—16 Kerne. Diese wandern centrifugal aus dem centralen Nahrungsdotter aus und vertheilen sich in gleichen Abständen im oberflächlichen Bildungsdotter (Taf. III, Fig. 26). Hier vermehren sie sich fortdauernd durch Theilung (Fig. 27). Schliesslich zerfällt der ganze Bildungsdotter in zahlreiche, kleine und gleichartige Zellen, welche in einer einzigen Schicht an der gesammten Oberfläche des Eies neben einander liegen und eine oberflächliche Keimhaut bilden (*Blastoderma*, Fig. 28 *b*). Diese Keimhaut ist eine einfache, vollkommen geschlossene Blase, deren innerer Hohlraum vollständig vom Nahrungsdotter ausgefüllt ist. Nur durch die chemische Beschaffenheit ihres Inhalts ist diese wahre „Keimhautblase“ oder Blastula (Fig. 28) von derjenigen der archiblastischen Eier (Taf. II, Fig. 4) verschieden. Bei letzterer ist der Inhalt Wasser oder eine wasserklare Gallerte; bei ersterer ein dichtes, an Nahrungsstoff reiches Gemenge von eiweissartigen und fettartigen Substanzen. Da dieser umfangreiche Nahrungsdotter die Mitte des

Eies schon vor Beginn der Furchung erfüllt, so ist hier natürlich kein Unterschied zwischen dem Maulbeerkeim und dem Blasenkeim.

Nachdem die Keimhautblase (Taf. III, Fig. 28) vollkommen ausgebildet ist, erfolgt auch hier die bedeutungsvolle Einstülpung, welche die Gastrulation bedingt (Fig. 29). Es entsteht an einer Stelle der Oberfläche eine kreisrunde, grubenförmige Vertiefung, und diese erweitert sich zu einer Höhle: der Urdarmhöhle der Gastrula (Fig. 29 *d*); die Stelle der Einstülpung oder Invagination bildet den Urmund der letzteren (*o*). Der eingestülpte Theil der Keimhaut, dessen Zellen sich vergrössern und eine schlanke Cylinder-Gestalt annehmen, bildet das Darmblatt und umschliesst die Höhle des Urdarms. Der oberflächliche, nicht eingestülpte Theil der Keimhaut bildet das Hautblatt; seine Zellen werden durch fortgesetzte Theilung kleiner und mehr abgeplattet. Der Raum zwischen Hautblatt und Darmblatt (oder der Rest der „Furchungshöhle") bleibt von Nahrungsdotter erfüllt, der nun allmählig aufgezehrt wird. Nur dadurch unterscheidet sich unsere Blasen-Gastrula (*Perigastrula*, Fig. 29) wesentlich von der ursprünglichen Form der Glocken-Gastrula (*Archigastrula*, Fig. 6). Offenbar ist die erstere aus der letzteren im Laufe langer Zeiträume allmählig entstanden, indem sich Nahrungsdotter in der Mitte des Eies ansammelte [75]).

Wir dürfen es als einen Fortschritt von weitreichender Bedeutung betrachten, dass wir so im Stande gewesen sind, alle die zahlreichen und mannichfaltigen Erscheinungen in der Keimung der verschiedenen Thiere auf diese vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung zurückzuführen. Von diesen vier Hauptformen aber konnten wir eine einzige als die ursprüngliche, palingenetische, die drei anderen hingegen als cenogenetische, davon abgeleitete Formen erklären. Sowohl die ungleichmässige, als auch die scheibenförmige und oberflächliche Furchung sind offenbar erst in Folge secundärer Anpassung aus der primären, ursprünglichen Furchung entstanden; und als wichtigster Grund für ihre Entstehung ist die allmählige Ausbildung eines Nahrungsdotters zu betrachten, sowie der immer frühzeitiger sich ausbildende Gegensatz zwischen animaler und vegetaler Eihälfte, zwischen Hautblatt und Darmblatt.

Zehnter Vortrag.

Die Coelom-Theorie.

„Wenn die vergleichende Entwickelungsgeschichte das reichliche, aus zahllosen Einzel-Untersuchungen ihr zuströmende Material wissenschaftlich verwerthen soll, so muss sie einer doppelten Aufgabe genügen. Wie ihre Schwester-Wissenschaft, die vergleichende Anatomie, für die ausgebildeten Thiere, so hat sie für die Keime die morphologisch gleichwerthigen Theile festzustellen und über das verwandtschaftliche Verhältniss der Thierformen Klarheit zu verbreiten. Zweitens hat sie aber auch die Processe der Entwickelung zum Gegenstand ihrer Beurtheilung zu machen, und uns in das Wesen dieser Processe einen Einblick zu gewähren."

Oscar Hertwig (1881).

Das Mesoderm oder mittlere Keimblatt. Coelom oder Leibeshöhle. Die vier secundären Keimblätter. Zwei Grenzblätter und zwei Mittelblätter. Die Coelomtaschen der Wirbelthiere. Palingenetische Coelomation der Acranier. Cenogenetische Coelomation der Cranioten. Coelomula und Chordula. Urmund und Primitivrinne.

Inhalt des zehnten Vortrages.

Zahl der Keimblätter bei den Thieren. Zweiblättrige und dreiblättrige Thiere (Coelenterien). Vierblättrige Thiere, mit zwei Grenzblättern und zwei Mittelblättern (Coelomarien). Darmhöhle und Leibeshöhle. Bedeutung der vier secundären Keimblätter. Theorien ihrer Entstehung (Faltung oder Spaltung). Aeltere Theorien von Baer und Remak. Coelom-Theorie von Hertwig: Entstehung der Leibeshöhle primär durch Einstülpung, secundär durch Spaltung. Einwachsen der paarigen Coelom-Taschen vom Urmund aus. Coelomation von Sagitta und Amphioxus. Palingenetische und cenogenetische Coelomation. Parietal-Blatt (Hautfaserblatt) und Visceralblatt (Darmfaserblatt). Coelomula und Chordula. Entsprechende Stammformen: Coelomaea und Chordaea. Abschnürung der Chorda von der Rückenwand des Urdarms (zwischen beiden Coelom-Taschen). Leere und volle Taschen. Die Coelom-Taschen der Bilaterien waren ursprünglich Geschlechtsdrüsen. Ventrale Verschmelzung derselben. Dorsales Mesenterium oder Gekröse Cenogenetische Coelomation der Amphibien und Amnioten. Der Urmund des Amnioten-Keims wird zur Primitivrinne. Der Urmund-Rand (Properistoma) als Vegetations-Punkt oder Keimungs-Quelle (Blastocrene). Die vierblättrige Coelomula der Reptilien, Vögel und Säugethiere.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1872. *Die Leibeshöhle und die Darmhöhle der Thiere. Der Ursprung des Mesoderms und der Geschlechts-Organe.* (*In: Biologie der Kalkschwämme, VII. Capitel.*)

Thomas Huxley, 1875. *On the classification of the animal kingdom.* (*Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XV.*)

E. Ray-Lankester, 1875. *On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara.* (*Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XV.*)

Francis Balfour, 1875. *Early stages in the development of Vertebrates.* (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XV.*)

E. Ray-Lankester, 1877. *Revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers.* (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVII.*)

Oscar Hertwig, 1880. *Die Chaetognathen. II. Heft der „Studien zur Blätter-Theorie“.*

Oscar Hertwig und **Richard Hertwig**, 1881. *Die Coelom-Theorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes.*

Oscar Hertwig, 1881. *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.*

Berthold Hatschek, 1881. *Studien über Entwickelung des Amphioxus.*

Carl Rabl, 1889. *Theorie des Mesoderms.* (*Morphol. Jahrb. Vol. XV.*)

X.

Meine Herren!

Die beiden Blastophylle oder „primären Keimblätter", welche die Gastraea-Theorie als die ursprüngliche Grundlage der Körperbildung bei sämmtlichen Metazoen nachgewiesen hat, bleiben in dieser einfachsten Form nur bei Coelenterien der niedrigsten Stufe zeitlebens bestehen, bei *Olynthus* und *Prophysema*, bei *Hydra* und verwandten einfachsten Acalephen. Bei allen übrigen Thieren treten später zwischen jenen beiden primären Körperschichten neue Zellenlager auf, welche allgemein unter dem Begriffe des Mittelblattes oder Mesoderma zusammengefasst werden. Gewöhnlich bilden später die verschiedenen Producte dieses Mittelblattes die Hauptmasse des Thierkörpers, während sich das ursprüngliche Entoderm oder innere Keimblatt auf die Auskleidung des Darmcanales und seiner drüsigen Anhänge beschränkt; und anderseits das Exoderm oder das äussere Keimblatt den äusseren Ueberzug des Körpers, die Oberhaut und das Nervensystem liefert.

Bei einigen grossen Gruppen niederer Thiere bleibt das mittlere Keimblatt eine einzige zusammenhängende Masse; und diese hat man als dreiblätterige Metazoen bezeichnet, im Gegensatze zu jenen zweiblätterigen Gastraeaden und Hydroiden. Dahin gehören z. B. die meisten Schwämme oder Spongien und die Korallen oder Anthozoen. Die Hauptmasse des Körpers besteht bei diesen Thieren aus mesodermalem Stützgewebe oder Fulcrum, und darin eingelagerten Skelet-Gebilden; das entodermale Epithel beschränkt sich auf die Auskleidung des ernährenden Gastrocanal-Systems, das exodermale Epithel auf die Zellendecke der äusseren Oberhaut. Auch bei den Plattenthieren oder Platoden (den Strudelwürmern, Saugwürmern und Bandwürmern) gehört der grösste Theil des Körpers genetisch einem einheitlichen „Mittelblatte" an, welches zwischen den beiden primären Keimblättern der Gastrula sich entwickelt hat,

Alle diese „dreiblätterigen Thiere“ (*Triploblastica*) besitzen, ebenso wie die zweiblätterigen Coelenterien (*Diploblastica*), noch keine Leibeshöhle, d. h. noch keine, von den Hohlräumen des Darmsystems getrennte Körperhöhle; sie werden daher auch als Acoelomia bezeichnet. Alle höheren Thiere hingegen besitzen eine solche echte Leibeshöhle (*Coeloma*) und werden daher *Coelomaria* genannt. Bei diesen allen können wir vier secundäre Keimblätter unterscheiden, die aus den beiden primären hervorgehen; alle diese Coelomarien können daher auch jenen Coelenterien als vierblätterige Metazoen (*Tetrablastica*) gegenübergestellt werden. Dahin gehören alle echten Wurmthiere (*Helminthes* — nach Ausschluss der Platoden), und ferner die höheren typischen Thierstämme, die sich aus diesen entwickelt haben: Weichthiere und Sternthiere, Gliederthiere, Mantelthiere und Wirbelthiere.

Die Leibeshöhle (*Coeloma*) ist demnach eine neue Erwerbung des Thierkörpers, welche phylogenetisch viel jünger ist als das ältere Darmsystem, und welche sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung die grösste Bedeutung besitzt. Ich habe auf diese fundamentale Bedeutung des Coeloms zuerst 1872 in meiner Monographie der Kalkschwämme hingewiesen, in dem Abschnitte, welcher „die Leibeshöhle und die Darmhöhle der Thiere“ principiell unterscheidet, und welcher sich unmittelbar an „die Keimblätter-Theorie und den Stammbaum des Thierreichs“ anschliesst (die erste Skizze der Gastraea-Theorie, Vol. I, p. 464, 467). Bis dahin hatte man allgemein jene beiden wichtigsten Höhlen des Thierkörpers verwechselt oder doch nicht gehörig geschieden; hauptsächlich deshalb, weil Leuckart, der Begründer der Coelenteraten-Gruppe (1848), diesen niedersten Metazoen keine Darmhöhle, wohl aber eine Leibeshöhle zugesprochen hatte; in der That aber ist das Verhältniss gerade umgekehrt.

Die Darmhöhle, als das ursprüngliche Organ der Ernährung des vielzelligen Thierkörpers, ist das älteste und wichtigste Organ aller Metazoen, und wird als Urdarm mit Urmund bei allen zuerst in der Gastrula angelegt; erst viel später entwickelt sich bei einem Theile der Metazoen zwischen Darmwand und Leibeswand die Leibeshöhle, die den Coelenteraten noch gänzlich fehlt. Inhalt und Bedeutung beider Höhlen sind gänzlich verschieden. Die Darmhöhle (*Enteron*) dient zur Verdauung; sie enthält Wasser und von aussen aufgenommene Nahrungsmittel, sowie den daraus durch Verdauung gewonnenen Speisebrei (Chymus). Die Leibeshöhle (*Coeloma*) hingegen, vom Darm ganz getrennt und nach

aussen abgeschlossen, hat mit der Verdauung nichts zu thun; sie umschliesst den Darm selbst und seine drüsigen Anhänge, und enthält ausserdem die Geschlechts-Producte, sowie eine gewisse Menge Blut oder Lymphe, eine Flüssigkeit, welche durch die Darmwand durchgeschwitzt oder transsudirt ist.

Sobald die Leibeshöhle auftritt, erscheint auch die Darmwand von der umschliessenden Leibeswand getrennt, und beide stehen nur noch an bestimmten Stellen in directem Zusammenhang. Stets lassen sich dann auch verschiedene Gewebeschichten an beiden Wänden unterscheiden, und zwar an jeder mindestens zwei. Diese Gewebeschichten entstehen ursprünglich aus vier verschiedenen einfachen Zellenschichten, und diese letzteren sind die vielbesprochenen

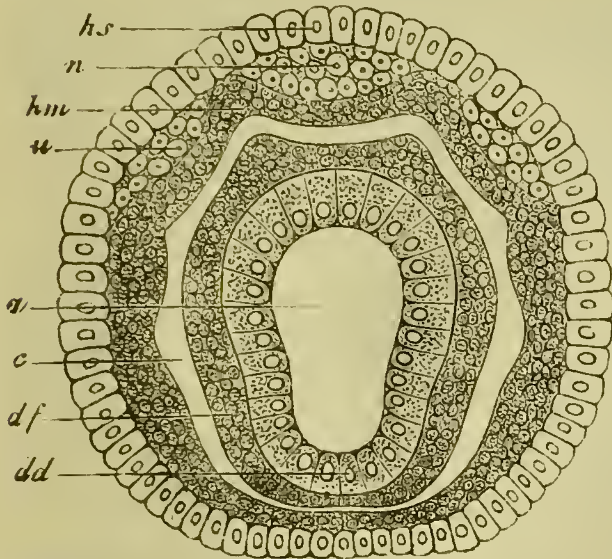


Fig. 71.

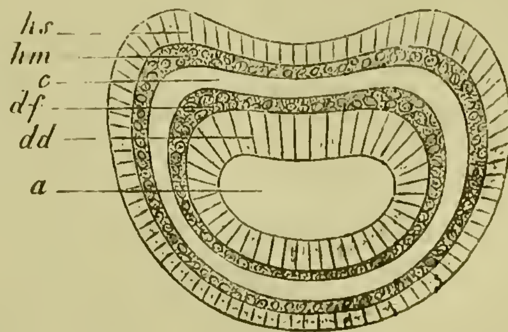


Fig. 72.

Fig. 71 und 72. **Schema der vier secundären Keimblätter, Querschnitte durch Metazoen-Keime**; Fig. 71 von einem Anneliden, Fig. 72 von einem Helminthen. *a* Urdarm. *dd* Darmdrüsenblatt. *df* Darmfaserblatt. *c* Leibeshöhle. *hm* Hautfaserblatt. *hs* Hautsinnesblatt. *u* Anlage der Urnieren. *n* Anlage der Nervenplatte.

vier secundären Keimblätter. Das äusserste von diesen, das Hautsinnesblatt (Fig. 71, 72 *hs*), und das innerste, das Darmdrüsenblatt (*dd*), bleiben zunächst einfache Epithelien oder Deckschichten; jenes begrenzt die Aussenfläche des Körpers, dieses die Innenfläche der Darmwand; man nennt daher beide auch Grenzblätter oder *Methorien*. Zwischen beiden liegen die zwei Mittelblätter oder *Mesoblasten*, welche die Leibeshöhle einschliessen.

Die vier secundären Keimblätter betheiligen sich bei allen Coelomarien (bei allen mit einer Leibeshöhle versehenen Metazoen) dergestalt am Aufbau des Leibes, dass die beiden äusseren, fest verbunden, die Leibeswand, die beiden inneren hingegen die Darmwand zusammensetzen; beide Wände sind durch den Hohlraum des Coelom getrennt. Jede der beiden Wände wird aus einem Grenzblatte und einem Mittelblatte zusammengesetzt. Während

die beiden Grenzblätter vorzugsweise Epithelien oder Decken-Gewebe sowie Drüsen und Nerven liefern, bilden dagegen die beiden Mittelblätter die Hauptmasse der Faser-Gewebe, Muskeln und Bindesubstanzen. Man hat daher auch diese letzteren als Faserblätter oder Muskelblätter bezeichnet. Das äussere Mittelblatt, welches sich von innen an das Hautsinnesblatt anlegt, ist das Hautfaserblatt; das innere Mittelblatt, welches sich von aussen an das Darmdrüsen-Blatt anschmiegt, ist das Darmfaserblatt. Ersteres wird gewöhnlich kurz als das Parietalblatt, letzteres als das Visceral-Blatt des Mesoderms bezeichnet. Unter den vielen verschiedenen Bezeichnungen, welche für die vier secundären Keimblätter angewendet werden, sind die nachstehenden jetzt die gebräuchlichsten.

1. **Hautsinnesblatt** (Aeusseres Grenzblatt).	I. **Neuralblatt** (*Neuroblast*).	Die beiden secundären Keimblätter der **Leibeswand** (*Somatopleura*): I. epitheliales. II. fibröses.
2. **Hautfaserblatt** (Aeusseres Mittelblatt).	II. **Parietalblatt** (*Myoblast*).	
3. **Darmfaserblatt** (Inneres Mittelblatt).	III. **Visceralblatt** (*Gonoblast*).	Die beiden secundären Keimblätter der **Darmwand** (*Splanchnopleura*): III. fibröses. IV. epitheliales.
4. **Darmdrüsenblatt** (Inneres Grenzblatt).	IV. **Enteralblatt** (*Enteroblast*).	

Der erste Naturforscher, der die vier secundären Keimblätter der höheren Thiere erkannte und scharf unterschied, war Baer. Allerdings wurde er über ihren Ursprung und ihre weitere Bedeutung nicht vollständig klar, und deutete im Einzelnen ihre verschiedene Verwendung nicht richtig. Aber im Grossen und Ganzen entging ihm ihre hohe Bedeutung nicht, und er sprach bereits diejenige Ansicht über die Entstehung der beiden Mittelblätter aus, welche später von der Mehrzahl der Embryologen angenommen wurde, und welche ich auch in den früheren Auflagen der Anthropogenie vertreten habe. Er leitet nämlich jedes Mittelblatt einzeln von einem primären Keimblatt (durch Abspaltung) ab, und sagt: Das äussere oder animale Keimblatt zerfällt in zwei Schichten: eine Hautschicht und eine Fleischschicht; ebenso zerfällt das innere oder vegetative Keimblatt in zwei Schichten: eine Gefässschicht und eine Schleimschicht. Verglichen mit den neueren, jetzt üblichen Benennungen, stellt sich diese Ansicht Baer's in folgendem Schema dar:

A. Die zwei primären Keimblätter (*Blastophylla*).	B. Die vier secundären Keimblätter (*Blastoplattae*).
I. Aeusseres oder animales Keimblatt (Hautblatt oder Exoderm).	1. Hautsinnesblatt (Hautschicht, BAER). Neurales Grenzblatt. 2. Hautfaserblatt (Fleischschicht, BAER). Parietales Mittelblatt.
II. Inneres oder vegetatives Keimblatt (Darmblatt oder Entoderm).	3. Darmfaserblatt (Gefässschicht, BAER). Viscerales Mittelblatt. 4. Darmdrüsenblatt (Schleimschicht, BAER). Gastrales Grenzblatt.

Diese Ansicht von BAER, welche im Hinblick auf die physiologische Arbeitstheilung der Keimblätter viel innere Wahrscheinlichkeit für sich hatte, musste später in Folge genauerer Beobachtungen aufgegeben werden. Schon 1850 hatte REMAK im ersten Hefte seiner ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere" die Behauptung aufgestellt, dass in der zweiblättrigen Keimscheibe des frisch gelegten Hühner-Eies (— unserer *Discogastrula* —), wenige Stunden nach der Bebrütung das untere Keimblatt sich in zwei Blätter spalte, ein mittleres Keimblatt und ein Drüsenblatt. Später sollte dann das mittlere Keimblatt oder „Faserblatt" wiederum durch Spaltung in zwei Blätter zerfallen, in ein inneres „Darmfaserblatt" und ein äusseres „Hautfaserblatt". Das Verhältniss dieser „Dreiblätter-Theorie" von REMAK zur ursprünglichen „Vierblätter-Theorie" von BAER ergiebt sich aus folgender Uebersicht:

REMAK's drei Keimblätter (Dreiblätter-Theorie).		Die vier secundären Keimblätter. (Blastoplatten.)	Die zwei primären Keimblätter von BAER.
Aeusseres oder oberes Blatt	I. Aeusseres (oder oberes) Keimblatt (Sensorielles Blatt)	1. Hautsinnesblatt	Animales Blatt, Exoderm, Hautblatt.
Inneres oder unteres Blatt	II. Mittleres Keimblatt (Motorisch-germinatives Blatt).	2. Hautfaserblatt	
		3. Darmfaserblatt	Vegetatives Blatt, Entoderm, Darmblatt.
	III. Inneres (oder unteres) Keimblatt (Trophisches Blatt).	4. Darmdrüsenblatt	

Die Keimblätter-Theorie von REMAK, in deren weiterem Verfolge dieser ausgezeichnete Beobachter zu sehr wichtigen Entdeckungen gelangte, fand bald sehr viel Beifall, um so mehr, als derselbe zuerst die constituirenden Elementar-Theile der Keimblätter

klar erkannte, und durch Anwendung der Zellen-Theorie zuerst der Ontogenie ein histologisches Fundament gab. Die Annahme, dass die secundären Keimblätter aus den primären durch Flächen-Spaltung entstehen — worin BAER und REMAK übereinstimmten — wurde auch von solchen Embryologen angenommen, die in anderen Punkten abweichende Anschauungen vertraten, so z. B. von KÖLLIKER, nach welchem „bei den höheren Wirbelthieren das mittlere Keimblatt vom äusseren abstammt". Diese allgemein angenommenen Spaltungs-Theorien begannen erst vor 20 Jahren erschüttert zu werden, nachdem KOWALEVSKY (1871) gezeigt hatte, dass bei Sagitta (— einem sehr klaren und typischen Gastrulations-Objecte —) die beiden mittleren Keimblätter ebenso wie die beiden Grenzblätter nicht durch Spaltung, sondern durch Faltung entstehen, und zwar durch secundäre Einstülpung des primären inneren Keimblattes. Diese Einstülpung geht vom Urmunde aus, zu dessen beiden Seiten (rechts und links) ein paar Taschen entstehen; indem diese beiden „Coelom-Taschen" oder Säcke sich vom Urdarm abschnüren, entsteht eine paarige Leibeshöhle (Fig. 75).

Dieselbe Art der Coelombildung, wie bei Sagitta, wurde später von KOWALEVSKY auch bei Brachiopoden und anderen Wirbellosen, sowie beim niedersten Wirbelthiere, dem *Amphioxus*, nachgewiesen; weitere Belege dafür lieferten namentlich zwei englische Embryologen, denen wir bedeutende Fortschritte in der Ontogenie verdanken, E. RAY-LANKESTER und F. BALFOUR. Auf Grund dieser und anderer, sowie ausgedehnter eigener Untersuchungen errichteten dann vor zehn Jahren (1881) die Gebrüder OSCAR und RICHARD HERTWIG ihre gedankenreiche „Coelom-Theorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes". Um das hohe Verdienst dieser vielfach klärenden und fördernden Theorie richtig zu würdigen, muss man bedenken, welches Chaos von widersprechenden Ansichten und entgegengesetzten Behauptungen damals das „Mesoderm-Problem" oder die vielumstrittene „Frage vom Ursprung des mittleren Keimblattes" bildete. Namentlich hatte hier die wunderliche, von ganz naturwidrigen Voraussetzungen ausgehende „Parablasten-Theorie" des Leipziger Embryologen HIS eine entsetzliche Verwirrung angerichtet; nicht nur alle möglichen, sondern auch verschiedene unmögliche Ansichten über die Entstehung der secundären Keimblätter, die Entwickelung der Gewebe aus denselben, und den Aufbau des Thierkörpers aus diesen Geweben, wurden damals ernsthaft und mit grosser Entschiedenheit discutirt (vergl. den III. Vortrag S. 54).

In diese grenzenlose Verwirrung brachte die Coelom-Theorie der Gebrüder HERTWIG zuerst klares Licht, indem sie hauptsächlich folgende Gesichtspunkte feststellte: 1. Die Leibeshöhle entsteht bei der grossen Mehrzahl der Thiere (insbesondere bei allen Wirbelthieren) in derselben Weise wie bei Sagitta; am Urmunde stülpen sich ein paar Taschen oder Säcke nach innen, zwischen die beiden primären Keimblätter hinein; indem diese beiden Säcke sich vom Urdarm abschnüren, entstehen ein paar Coelom-Taschen (rechte und linke); durch ihre Verschmelzung bildet sich eine einfache Leibeshöhle (Enterocoel). 2. Wenn diese Coelom-Keime nicht als ein paar hohle Taschen, sondern als solide Zellschichten (in Form von „ein paar Mesoderm-Streifen") entstehen (wie es bei den höheren Wirbelthieren geschieht), so liegt eine secundäre (cenogenetische) Abänderung jenes primären (palingenetischen) Verhältnisses vor; die beiden Wände der Taschen (innere und äussere) werden durch die räumliche Ausdehnung des grossen Nahrungsdotters zusammengepresst. 3. Daher besteht das Mesoderm von Anfang an aus zwei genetisch getrennten Schichten, die nicht erst durch Spaltung eines primären einfachen Mittelblattes entstehen (wie man früher nach REMAK annahm). 4. Diese beiden Mittelblätter haben bei allen Wirbelthieren und bei der grossen Mehrzahl der wirbellosen Thiere dieselbe fundamentale Bedeutung für den Aufbau des Thierkörpers: das innere Mittelblatt oder das „Visceral-Mesoderm" (Darmfaserblatt) legt sich an das ursprüngliche Entoderm an und bildet den faserigen, muskulösen und bindegewebigen Theil der Darmwand (*Splanchnopleura*); dagegen das äussere Mittelblatt oder das „Parietal-Mesoderm" (Hautfaserblatt) legt sich an das ursprüngliche Exoderm an und bildet den faserigen, muskulösen und bindegewebigen Theil der Leibeswand (*Somatopleura*). 5. Nur an ihrer Ursprungs-Stätte, am Urmunde und seiner Umgebung, hängen alle vier secundären Keimblätter unmittelbar zusammen; von hier breiten sich die paarigen Mittelblätter getrennt nach vorne wachsend zwischen den beiden primären Keimblättern aus, an die sie sich divergirend anlegen. 6. Die weitere Sonderung oder Differenzirung der vier secundären Keimblätter, ihr Zerfall in die verschiedenen Gewebe und Organe findet vorzugsweise im späteren Vordertheile des Keimes, im Kopftheile statt und schreitet von da nach hinten fort, gegen den Urmund hin.

Alle Thiere, bei denen erwiesener Maassen die Leibeshöhle dergestalt aus dem Urdarm entsteht (Wirbelthiere, Mantelthiere,

Sternthiere, Gliederthiere, ein Theil der Wurmthiere), fassten die Gebrüder HERTWIG unter dem Begriff der Enterocoelier zusammen und stellten ihnen als zwei anderen Hauptgruppen die Pseudocoelier und Coelenteraten gegenüber, erstere mit „falscher Leibeshöhle", letztere überhaupt ohne Leibeshöhle. Zu den Pseudocoeliern rechneten sie die Weichthiere und einen Theil der Wurmthiere (Plathelminthen, Bryozoen und Rotatorien); hier sollte die Leibeshöhle entweder einen Rest der Furchungshöhle darstellen (Blastocoel) oder secundär durch Spaltung oder Lückenbildung in einem soliden Mesoderm entstehen (Schizocoel). Diese principielle Scheidung und die daraus abgeleiteten systematischen Aufstellungen haben sich indessen später nicht haltbar erwiesen. Auch die durchgreifenden Unterschiede in der Gewebebildung, welche die Gebrüder HERTWIG zwischen Enterocoeliern und Pseudocoeliern aufstellten, sind in dieser Ausdehnung nicht vorhanden. Aus diesen und anderen Gründen ist ihre Coelom-Theorie vielfach angegriffen und theilweise aufgegeben worden. Trotzdem hat sie ein grosses und bleibendes Verdienst für die Lösung der schwierigen Mesoderm-Frage, und ein wesentlicher Theil derselben wird sicher bestehen bleiben. Insbesondere halte ich es für ein grosses Verdienst derselben, für alle Wirbelthiere die gleiche Entwickelungs-Weise der beiden Mittelblätter festgestellt und sie als cenogenetische Modificationen auf die ursprüngliche, bei *Amphioxus* noch heute bestehende, palingenetische Entstehungsform zurückgeführt zu haben.

Unter den zahlreichen und trefflichen neueren Arbeiten über die Entstehung und Bedeutung der mittleren Keimblätter ragt eine umfassende Arbeit aus neuester Zeit weit hervor, die gedankenreiche „Theorie des Mesoderms" von CARL RABL (1889). Dieser ausgezeichnete Prager Anatom, dem die vergleichende Entwickelungs-Geschichte so viele glänzende Arbeiten verdankt, hat in wichtigen Punkten die Coelom-Theorie von HERTWIG bestätigt, in anderen Beziehungen sie berichtigt und ergänzt; ausserdem hat er eine Reihe von neuen fruchtbaren Gedanken in diese fundamentalen Betrachtungen eingeführt. Insbesondere hat RABL gezeigt, wie die verschiedene Körpergrösse und die davon abhängige Zahl der Embryonal-Zellen des Keimlings von grossem Einfluss auf die verschiedene Erscheinungs-Form der Mesoderm-Bildung ist. Die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen von RABL, ebenso wie von HERTWIG, beruhen auf phylogenetischen Grundlagen und gelangen auf diesem unentbehrlichen Wege zu einer naturgemässen

Erklärung der ontogenetischen Thatsachen. Die glänzenden Resultate derselben stehen in schroffem Gegensatze zu den „pseudomechanischen" Erklärungen von His, welcher die verwickeltsten historischen Processe als einfache physikalische Erscheinungen mathematisch erklären will, in der That aber Nichts erklärt (vergl. hierüber den III. Vortrag, S. 54). Im Gegensatze zu His und Kölliker, welche die phylogenetische Einheit des Wirbelthier-Stammes bestreiten, wird dieselbe durch die Mesoderm-Arbeiten von Rabl und Hertwig auf's Neue klar bewiesen, ebenso wie durch diejenigen von Ray Lankester, Rauber, Kupffer, Rückert, Selenka, Hatschek u. A. Uebereinstimmend geht daraus hervor, dass alle die verschiedenen Formen der Coelom-Bildung, ebenso wie diejenigen der Gastrulation, in dem grossen Thierstamme der Vertebraten einem und demselben, streng erblichen Gesetze folgen; trotz ihrer scheinbaren Verschiedenheit sind alle nur cenogenetische Modificationen eines und desselben palingenetischen Typus, und diesen ursprünglichen Typus hat uns der unschätzbare Amphioxus bis auf den heutigen Tag getreu bewahrt.

Ehe wir nun die maassgebende und leitende Coelomation des Amphioxus näher betrachten, wollen wir noch einen Blick auf diejenige des Pfeilwurms (*Sagitta*) werfen, jenes merkwürdigen pelagischen Wurmthieres, das in so vieler Beziehung für die vergleichende Anatomie und Ontogenie von Interesse ist. Einerseits die völlige Durchsichtigkeit des glashellen Körpers und seines Keimes, andererseits die typische Einfachheit seiner palingenetischen Entwickelungs-Verhältnisse lassen die Sagitta in vieler Hinsicht als ein höchst lehrreiches Paradigma erscheinen. Die Thierklasse der Chaetognathen, welche nur durch die nahe verwandten Gattungen *Sagitta* und *Spadella* vertreten wird, erscheint auch noch in anderer Beziehung als ein höchst merkwürdiger Zweig des formenreichen Würmer-Stammes. Es war daher sehr dankenswerth, dass Oscar Hertwig (1880) in einer sorgfältigen Monographie die lehrreiche Anatomie, Systematik und Entwickelungs-Geschichte der Chaetognathen vollkommen aufklärte.

Die kugelige Keimblase, welche aus dem befruchteten Ei der Sagitta entsteht, verwandelt sich durch unipolare Einstülpung in eine typische Archigastrula, ganz ähnlich, wie ich es von *Monoxenia* beschrieben habe (vergl. den VIII. Vortrag, S. 158, Fig. 29). Diese eiförmige, einaxige Becherlarve (im Querschnitt kreisrund) wird dadurch zweiseitig (oder dreiaxig), dass aus dem Urdarm ein paar Coelom-Taschen hervorwachsen (Fig. 73, 74).

Rechts und links bildet sich eine sackförmige Ausstülpung gegen den Oral-Pol hin (wo später der Dauermund, *m*, entsteht). Beide Säcke sind anfänglich nur durch ein paar Falten des Entoderms getrennt (Fig. 73 *pv*) und hängen noch durch eine weite Mündung mit dem Urdarm zusammen; auch communiciren beide noch kurze Zeit auf der Rückenseite (Fig. 74 *D*). Bald aber schnüren sich beide Coelom-Taschen vollständig von einander und vom Urdarm ab; zugleich erweitern sie sich so bedeutend blasenförmig, dass sie

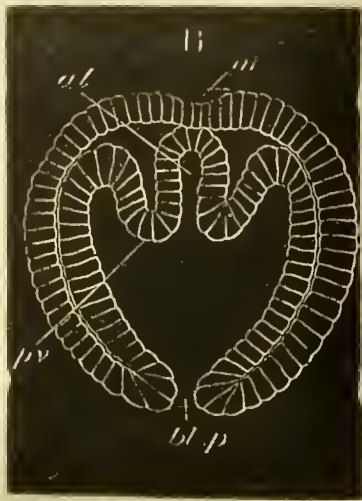


Fig. 73.

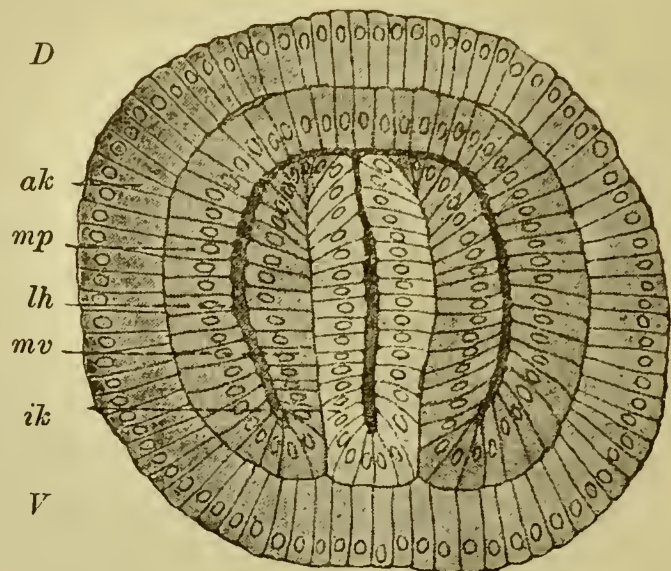


Fig. 74.

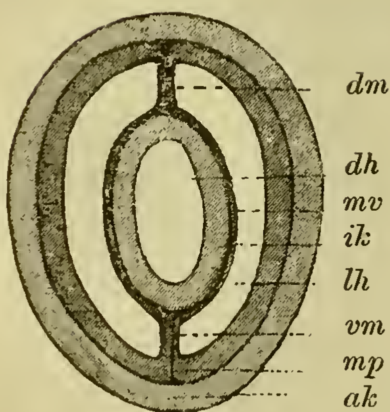


Fig. 75.

Fig. 73. **Coelomula von Sagitta** (Gastrula mit ein paar Coelom-Taschen). Nach KOWALEVSKY. *blp* Urmund, *al* Urdarm, *pv* Coelom-Falten. *m* Dauermund.

Fig. 74. **Coelomula von Sagitta,** im Querschnitt, nach HERTWIG. *D* Rückenseite. *V* Bauchseite. *ik* Inneres Keimblatt. *mv* Visceral-Mesoblast. *lh* Leibeshöhle. *mp* Parietal-Mesoblast. *ak* Aeusseres Keimblatt.

Fig. 75. **Querschnitt durch eine junge Sagitta** Nach HERTWIG. *dh* Darmhöhle. *ik* und *ak* Inneres und äusseres Grenzblatt; *mv* und *mp* inneres und äusseres Mittelblatt. *lh* Leibeshöhlen. *dm* und *vm* Dorsales und ventrales Mesenterium.

den Urdarm ringsum einschliessen (Fig. 75). In der Mittellinie der Rückenseite und der Bauchseite aber bleiben beide Taschen getrennt, indem hier ihre sich berührenden Wände zu einer dünnen verticalen Scheidewand zusammenwachsen, dem Gekröse oder *Mesenterium* (*dm* und *vm*). Demnach besitzt Sagitta zeitlebens eine doppelte oder paarige Leibeshöhle (Fig 75 *lh*), und der Darm ist sowohl unten als oben durch ein Gekröse an der Leibeswand befestigt, unten durch das Ventral-Mesenterium (*vm*), oben durch das Dorsal-Mesenterium (*dm*). Das innere Blatt der beiden Coelom-Taschen (Visceral-Mesoblast, *mv*) legt sich an das Entoderm (*ik*)

an und bildet mit ihm die Darmwand. Das äussere Blatt derselben hingegen (Parietal-Mesoblast, *mp*) legt sich an das Exoderm (*ak*) an und bildet mit ihm die äussere Leibeswand. Somit liegt hier bei *Sagitta* die ursprüngliche Coelomation der Enterocoelier äusserst klar und einfach vor Augen.

In ähnlicher Weise klar und durchsichtig vollzieht sich nun auch die Coelomation des Amphioxus, des niedersten Wirbelthieres, und der ihnen nächstverwandten, wirbellosen Mantelthiere, der Ascidien. Indessen wird bei diesen beiden Thierstämmen, die wir als Chordathiere (*Chordonia*) zusammenfassen können, jener wichtige Process dadurch verwickelter, dass sich gleichzeitig damit noch zwei andere bedeutungsvolle Vorgänge verknüpfen, die

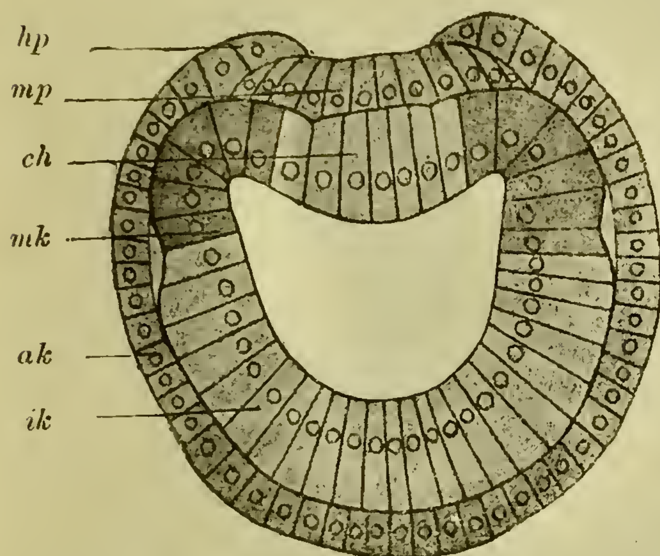


Fig. 76.

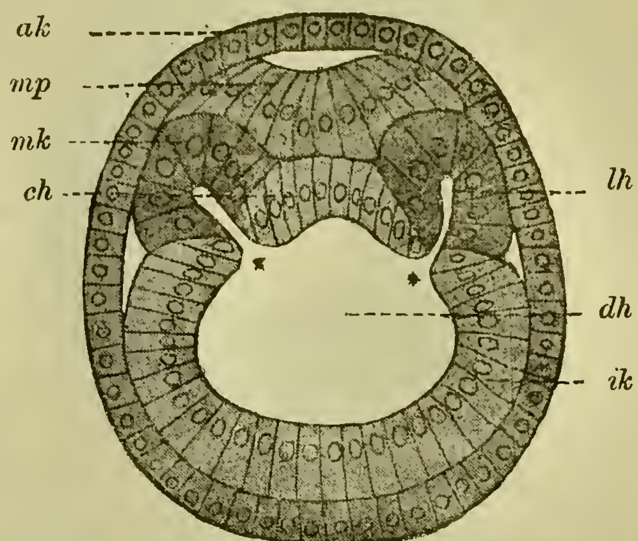


Fig. 77.

Fig. 76 u. 77. **Querschnitte von Amphioxus-Larven.** Nach HATSCHEK. Fig. 76 im Beginne der Coelom-Bildung (noch ohne Ursegmente), Fig. 77 im Stadium mit vier Ursegmenten, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt. *hp* Hornplatte. *mp* Markplatte. *ch* Chorda. * und * Anlage der Coelom-Taschen. *lh* Leibeshöhle.

Anlage der Chorda aus dem Entoderm, und die Sonderung der Medullar-Platte oder des Nerven-Centrums aus dem Exoderm. Auch hier hat uns der schädellose Amphioxus die wesentlichsten Erscheinungen in der ursprünglichen Form durch zähe Vererbung getreu bis heute erhalten, während bei allen übrigen Vertebraten (den Schädelthieren) dieselben durch embryonale Anpassung mehr oder weniger abgeändert sind. Wir müssen daher auch hier wieder die palingenetischen Keimungs-Verhältnisse des Lanzetthierchens vollständig kennen, ehe wir die cenogenetischen Keimungs-Formen der Cranioten betrachten.

Die Coelomation des Amphioxus, welche erst KOWALEVSKY vor 24 Jahren entdeckte, ist später durch die äusserst

sorgfältigen Beobachtungen von HATSCHEK (1881) ganz genau erforscht worden. Danach bilden sich zunächst an der bilateralen, früher von uns betrachteten Gastrula (Fig. 38, 39, S. 167, 168) drei parallele Längsfalten, eine unpaare, exodermale Falte in der Mittellinie der Rückenfläche, und zwei paarige entodermale Falten zu beiden Seiten der ersteren. Die breite Exoderm-Falte, welche zuerst in der Mittellinie der abgeplatteten Rückenfläche auftritt und eine seichte Längsrinne bildet, ist die Anlage des centralen Nerven-Systems, des Medullarrohrs; das primäre äussere Keimblatt zerfällt dadurch in zwei Theile, die mediane Markplatte oder Medullarplatte (Fig. 78 *mp*) und die Hornplatte (*ak*), die Anlage der äusseren

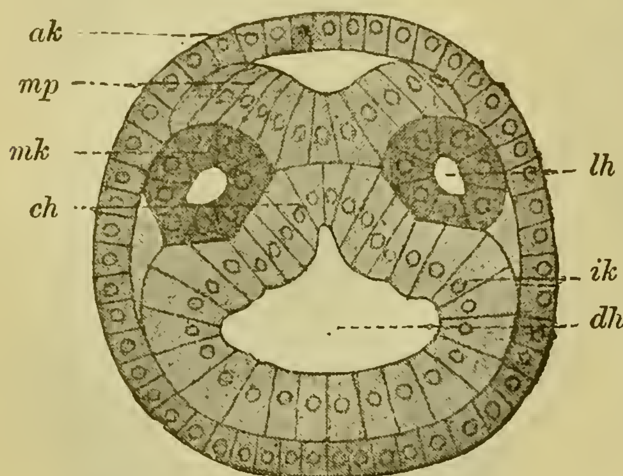


Fig. 78.

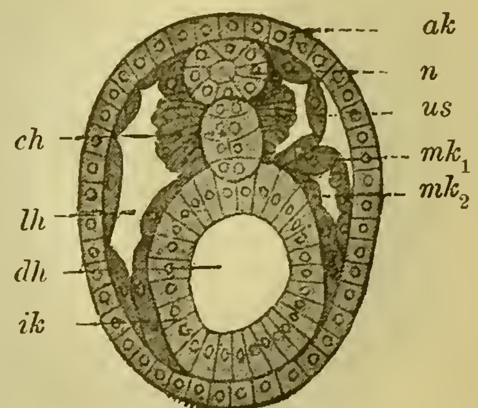


Fig. 79.

Fig. 78 u 79. **Querschnitte von Amphioxus-Keimen.** Fig. 78 im Stadium mit fünf Somiten, Fig. 79 im Stadium mit elf Somiten. Nach HATSCHEK. *ak* Aeusseres Keimblatt, *mp* Medullar-Platte, *n* Nervenrohr. *ik* Inneres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle. *mk* Mittleres Keimblatt (mk_1 parietales, mk_2 viscerales), *us* Ursegment, *ch* Chorda.

Oberhaut oder Epidermis. Indem die beiden parallelen Ränder der concaven Markplatte sich gegeneinander krümmen und unterhalb der Hornplatte verwachsen, entsteht ein cylindrisches Rohr, das Markrohr oder Medullar-Rohr (Fig. 79 *n*); dieses schnürt sich bald vollständig von der Hornplatte ab. Zu beiden Seiten des Markrohrs, zwischen ihm und dem Darmrohr (Fig. 76—79 *dh*) wachsen aus der Rückenwand des letzteren die beiden parallelen Längsfalten hervor, welche die paarigen Coelom-Säcke bilden (Fig. 77 u. 78 *lh*). Dieser Theil des Entoderms, welcher also die erste Grundlage des mittleren Keimblattes bildet, ist in Fig. 76—79 dunkler gezeichnet als der übrige Theil des inneren Keimblattes. Die Stellen der mesodermalen Faltung sind in Fig. 76 und 77 mit Sternchen bezeichnet (* *). Indem an diesen Stellen die basalen Ränder der ausgestülpten Falten verwachsen, entstehen geschlossene Taschen (Fig. 78 im Querschnitt). Der hinterste Theil der beiden parallelen

Mesoderm-Falten stösst ursprünglich an den Rand des Urmundes an, und steht hier in Verbindung mit den beiden grossen „Urmesoderm-Zellen oder Promesoblasten", die wir früher betrachtet haben (Fig. 39*p*). Die Keim-Anlagen, welche aus diesen letzteren entstehen, kann man mit RABL als peristomalen Mesoblast bezeichnen, im Gegensatze zu den Anlagen der ersteren, des gastralen Mesoblasten.

Während dieser bedeutungsvollen Vorgänge wird bereits zwischen beiden Coelom-Taschen die Anlage eines dritten hochwichtigen Organes vorbereitet, der Chorda oder des Axenstabes. Diese ursprüngliche Grundlage des Skelettes, ein solider cylindrischer Knorpelstab, entsteht in der Mittellinie der dorsalen Urdarm-Wand, aus dem entodermalen Zellenstreifen, welcher hier zwischen beiden Cölom-Säcken übrig bleibt (Fig. 76—79 *ch*). Auch die Chorda erscheint zunächst in Gestalt einer flachen Längsfalte oder einer seichten Rinne (Fig. 77, 78); erst nach ihrer Abschnürung vom Urdarm nimmt sie die Gestalt eines soliden cylindrischen Stranges an (Fig. 79). Man könnte also auch sagen, dass die Rückenwand des Urdarms in dieser wichtigen Periode drei parallele Längsfalten bildet: eine unpaare und zwei paarige. Die unpaare mediane Längsfalte wird zur Chorda und liegt unmittelbar unter der medianen Längsrinne des Exoderms, die zum Medullar-Rohr wird; die beiden paarigen Längsfalten, rechte und linke, liegen seitlich zwischen der ersteren und letzteren, und werden zu den Coelom-Taschen. Der Theil des Urdarms, welcher nach Abschnürung dieser drei dorsalen Primitiv-Organe übrig bleibt, ist der Dauerdarm (Enteron oder Mesodaeum); sein Entoderm ist das „Darmdrüsenblatt" oder Enteral-Blatt (Enteroblast).

Den Keim-Zustand des Wirbelthier-Organismus, welchen die Amphioxus-Larve in dieser Periode (Fig. 80, 81, in der dritten Entwickelungs-Periode nach HATSCHEK) uns vor Augen führt, nenne ich Chordula oder Chorda-Larve. (*Cordula* oder *Cordyla* nannten STRABO und PLINIUS junge Fischlarven.) Ich schreibe ihm die grösste phylogenetische Bedeutung zu, da er bei allen Chordonien (Tunicaten sowohl als Vertebraten), in der gleichen wesentlichen Zusammensetzung wiederkehrt. Obwohl die Ausbildung des grossen Nahrungsdotters die Form der Chordula bei den höheren Wirbelthieren stark abändert, bleibt doch ihre wesentliche Zusammensetzung überall dieselbe. Immer liegt auf der Rückenseite des zweiseitigen, wurmähnlichen Körpers das Nervenrohr (*m*), auf der Bauchseite das Darmrohr (*d*), zwischen beiden, in

der Längsaxe die Chorda (*ch*) und zu beiden Seiten die paarigen Coelom-Taschen (*c*). Ueberall entstehen diese Primitiv-Organe in gleicher Weise aus den Keimblättern, und überall gehen aus ihnen

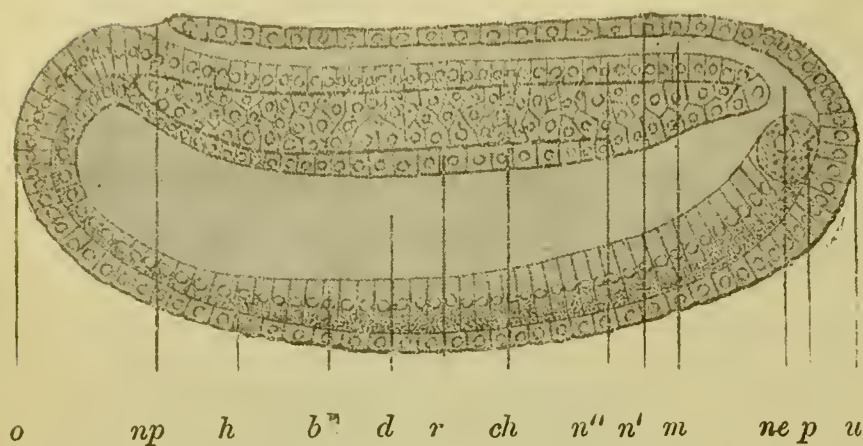


Fig. 80.

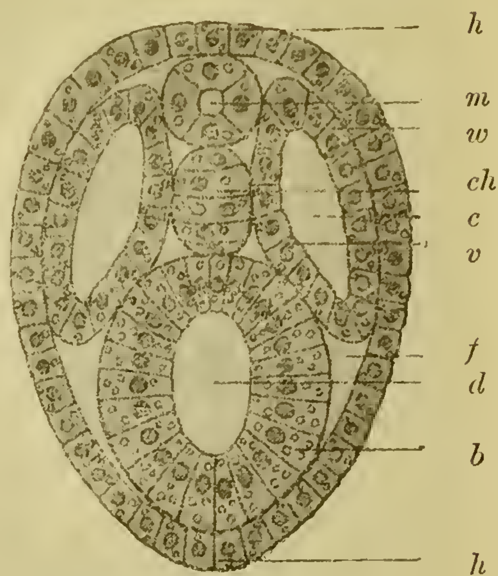


Fig. 81.

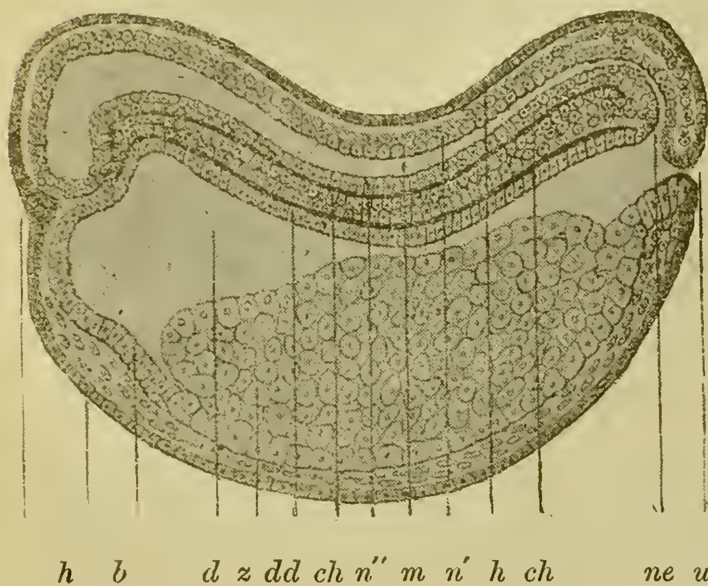


Fig. 82.

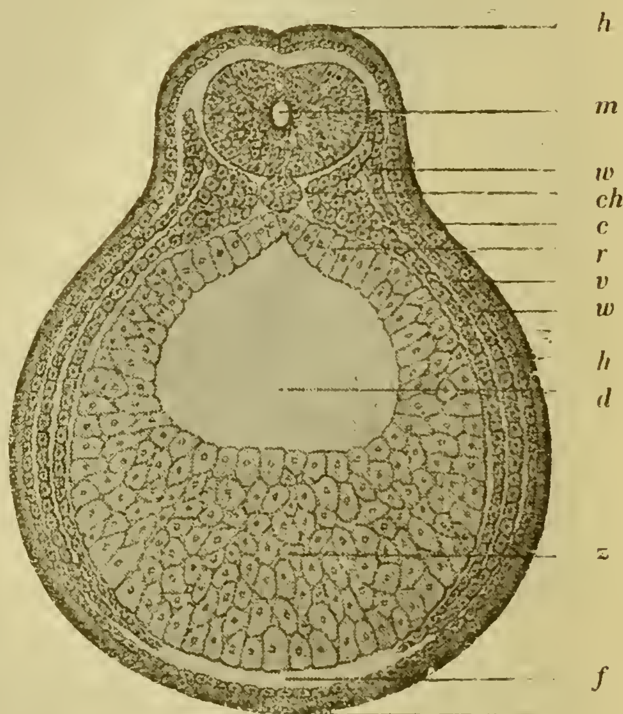


Fig. 83.

Fig. 80 und 81. **Chordula des Amphioxus.** Fig. 80 Medianer Längsschnitt (Ansicht von der linken Seite), Fig. 81 Querschnitt. Nach HATSCHEK. In Fig. 80 sind die Coelomtaschen weggelassen, um die Chorda deutlich zu zeigen. Fig. 81 ist etwas schematisch. *h* Hornplatte, *m* Markrohr, *n* dessen Wand (*n'* dorsale, *n''* ventrale), *ch* Chorda, *np* Neuroporus, *ne* Canalis neurentericus. *d* Darmhöhle. *r* Darm-Rückenwand. *b* Darm-Bauchwand. *z* Dotterzellen in letzterer. *u* Urmund. *o* Mundgrube. *p* Promesoblasten (Urzellen oder Polzellen des Mesoderms). *w* Parietalblatt, *v* Visceralblatt des Mesoderms, *c* Coelom. *f* Rest der Furchungshöhle.

Fig. 82 und 83. **Chordula der Amphibien** (der Unke). Nach GOETTE. Fig. 82 Medianer Längsschnitt (Ansicht von der linken Seite). Fig. 83 Querschnitt (etwas schematisch) Buchstaben wie in Fig. 80 und 81.

dieselben Organe des entwickelten Chorda-Thieres hervor. Wir dürfen daraus nach den Vererbungs-Gesetzen der Descendenz-Theorie den phylogenetischen Schluss ziehen, dass alle diese Chordonien (Mantelthiere und Wirbelthiere) von einer uralten gemeinsamen Stammform abstammen, die wir *Chordaea* nennen können. Diese längst ausgestorbene Chordaea würden wir, wenn wir sie heute noch lebend vor uns hätten, als eine besondere Klasse von ungegliederten Wurmthieren ansehen (*Chordaria*). Besonders bemerkenswerth ist dabei, dass weder das dorsale Nervenrohr, noch das ventrale Darmrohr, noch auch die zwischen beiden gelegene Chorda eine Spur von Gliederung oder Metameren-Bildung zeigt; auch die beiden Coelom-Säcke sind anfänglich nicht segmentirt, (obwohl dieselben beim Amphioxus schon frühzeitig durch Querfalten in eine Reihe von Somiten zerfallen). Diese ontogenetischen Thatsachen sind von grösster Bedeutung für die Erkenntniss jener Ahnen-Formen der Wirbelthiere, die wir in der Gruppe der ungegliederten Wurmthiere oder Helminthen zu suchen haben. Die Coelom-Taschen waren bei diesen uralten Chordarien wahrscheinlich Geschlechtsdrüsen.

Phylogenetisch betrachtet, sind die Coelom-Taschen jedenfalls älter als die Chorda; denn sie entwickeln sich in gleicher Weise, wie bei den Chordonien, auch bei einer Anzahl von Wirbellosen, die keine Chorda besitzen (so z. B. *Sagitta*, Fig. 73 bis 75). Auch tritt beim Amphioxus die erste Anlage der Chorda später auf als diejenige der Coelom-Säcke. Wir dürfen daher zwischen der Gastrula und der Chordula nach dem biogenetischen Grundgesetze noch eine besondere Zwischenform annehmen, die wir *Coelomula* nennen wollen, ein ungegliederter, wurmartiger Körper mit Urdarm, Urmund und paariger Leibeshöhle, aber noch ohne Chorda. Auch diese Keimform, die bilaterale Coelomula (Fig. 78), kann als die ontogenetische (durch Vererbung erhaltene) Wiederholung einer uralten Stammform der Coelomarien angesehen werden, der Coelomaea (vergl. den XX. Vortrag).

Während die beiden Coelom-Taschen (— vermuthlich die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen der Coelomaea —) bei *Sagitta* und anderen Helminthen durch eine vollständige mediane Scheidewand getrennt bleiben, durch das dorsale und ventrale Mesenterium (Fig. 75 *dm* und *vm*, S. 228), bleibt dagegen bei den Wirbelthieren nur der obere Theil dieser verticalen Scheidewand erhalten und bildet das dorsale Mesenterium. Dieses „Gekröse" erscheint später als eine dünne Membran, welche das Darmrohr an der Chorda

(oder an der Wirbelsäule) befestigt. Auf der unteren Seite des Darmrohres dagegen fliessen die beiden Coelom-Säcke zusammen, indem ihre inneren oder medialen Wände verschmelzen und durchbrochen werden. Die Leibeshöhle bildet dann einen einzigen einfachen Hohlraum, in welchem der Darm ganz frei liegt, nur durch das Gekröse an der Rückenwand aufgehängt (Vergl. Taf. IV, Fig. 5).

Die Entwickelung der Leibeshöhle und die Gestaltung der *Chordula* bei den höheren Wirbelthieren wird, ebenso wie diejenige ihrer *Gastrula*, hauptsächlich dadurch abgeändert, dass der mächtige Nahrungsdotter die Keim-Anlage zusammenpresst und ihren Rückentheil zu scheibenförmiger Ausbreitung zwingt. Diese cenogenetischen Veränderungen sind anscheinend so bedeutend, dass man bis vor zehn Jahren ganz irrthümliche Anschauungen über jene wichtigen Vorgänge festhielt. Fast allgemein glaubte man, dass die Leibeshöhle des Menschen und der höheren Wirbelthiere durch Spaltung eines einfachen Mittelblattes entstehe, und dass dieses letztere durch Abspaltung aus einem oder aus beiden primären Keimblättern hervorgehe. Erst durch die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen der Gebrüder Hertwig wurde auch hier der richtige Weg gefunden. Sie zeigten in ihrer Coelom-Theorie (1881), dass alle Wirbelthiere echte Enterocoelier sind, und dass überall ein paar Coelom-Taschen aus dem Urdarm durch Faltung entstehen. Die cenogenetischen *Chordula*-Formen der Schädelthiere müssen daher in ähnlicher Weise aus der palingenetischen Keimform des Amphioxus abgeleitet werden, wie ich das früher für ihre *Gastrula*-Formen nachgewiesen hatte.

Der Hauptunterschied in der Coelomation der Acranier (*Amphioxus*) und der übrigen Wirbelthiere (Cranioten) besteht darin, dass die paarigen Coelom-Ausstülpungen des Urdarms bei den ersteren von Anfang an als hohle, mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen auftreten, bei den letzteren hingegen als leere Taschen, deren beide Blätter (inneres und äusseres) an einander liegen. Im gewöhnlichen Leben pflegt man eine Rocktasche immer „Tasche“ zu nennen, gleichviel ob sie voll oder leer ist. Anders in der Ontogenie, in deren Litteratur überhaupt die gewöhnliche Logik des gesunden Menschen-Verstandes nur schwer zur Geltung gelangt. Hier wird in vielen Lehrbüchern und umfangreichen Abhandlungen der Beweis geführt, dass Blasen, Taschen oder Säcke nur dann ihren Namen verdienen, wenn sie aufgebläht und mit klarer Flüssigkeit gefüllt sind. Wenn das nicht der Fall ist (z. B. wenn der Urdarm der Gastrula mit Dotter erfüllt, oder wenn die

Wände der leeren Coelom-Taschen an einander gedrückt sind), dann sollen jene Blasen keine Hohlräume mehr sein, sondern „solide Anlagen“.

Die Entwickelung des mächtigen Nahrungsdotters in der Bauchwand des Urdarms (Fig. 82, 83) ist die einfache cenogenetische Ursache, welche die sackförmigen „Coelom-Taschen“ der Acranier in die blattförmigen „Coelom-Streifen“ der Cranioten verwandelte. Um uns davon zu überzeugen, brauchen wir bloss mit HERTWIG die palingenetische Coelomula des *Amphioxus* (Fig. 77, 78) mit der entsprechenden cenogenetischen Keimform der Amphibien (Fig. 86—88) zu vergleichen, und das einfache Schema zu construiren, welches Beide verknüpft (Fig. 84, 85).

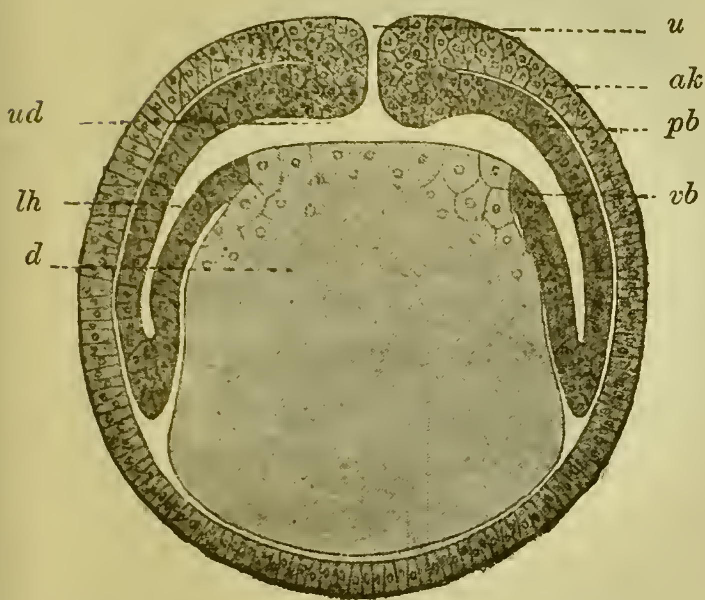


Fig. 84.

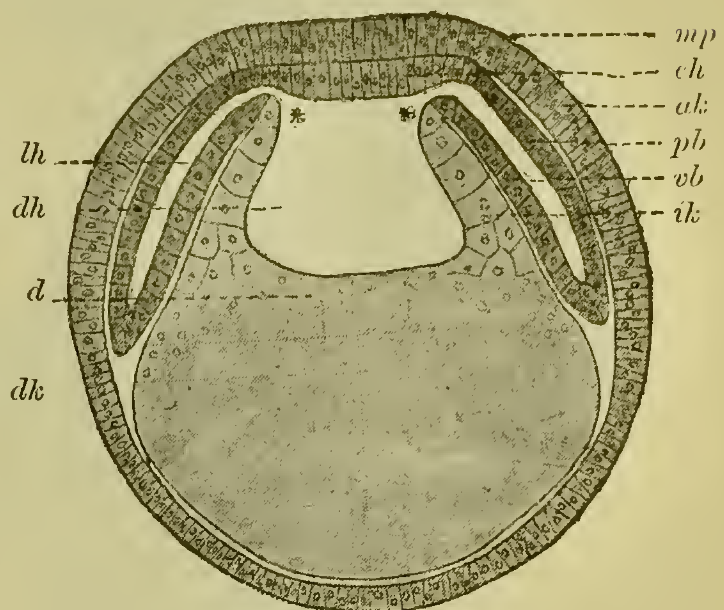


Fig. 85.

Fig. 84 und 85. Schematische Querschnitte durch Coelomula-Keime von Wirbelthieren. Nach HERTWIG. Fig. 84 Querschnitt durch den Urmund. Fig. 85 Querschnitt vor dem Urmund. *u* Urmund, *ud* Urdarm, *d* Dotter, *dk* Dotterkerne, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle, *mp* Medullar-Platte, *ch* Chorda-Platte, *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt, *pb* parietaler, *vb* visceraler Mesoblast.

Denken wir uns in dem Amphioxus-Keim (Fig. 76—81) die ventrale Hälfte der Urdarm-Wand durch Ansammlung von Nahrungsdotter ausgedehnt, so müssen dadurch die bläschenförmigen Coelom-Taschen (*lh*) zusammengedrückt und genöthigt werden, sich in Gestalt dünner Doppelplatten zwischen Darmwand und Leibeswand auszubreiten (Fig. 83, 84); diese Ausbreitung geschieht sowohl in der Richtung nach unten als nach vorn. In unmittelbarem Zusammenhang stehen sie mit diesen beiden Wänden nicht. Der wirkliche ununterbrochene Zusammenhang der beiden Mittelblätter mit den primären Keimblättern findet sich nur ganz hinten, in der Umgebung des Urmundes (Fig. 84 *u*). An dieser bedeutungsvollen Stelle befindet sich sich ja die Keimungsquelle („*Blastocrene*“) oder „Wachsthums-

Zone", von welcher die Coelomation (ebenso wie die Gastrulation) ursprünglich ihren Ausgang nimmt.

An den Coelomula-Keimen des Wasser-Salamanders (*Triton*) ist es HERTWIG gelungen, zwischen den ersten Anlagen der beiden Mittelblätter selbst noch die Reste der Leibeshohlräume nachzuweisen, welche in der schematischen Uebergangs-Form (Fig. 84, 85) vorausgesetzt wurden. Sowohl auf Querschnitten durch den Urmund selbst (Fig. 86) als vor demselben (Fig. 87), weichen die beiden Mittelblätter (*pb* und *vb*) streckenweise aus einander, und lassen die paarigen Leibeshöhlen als schmale Spalträume erkennen. Am

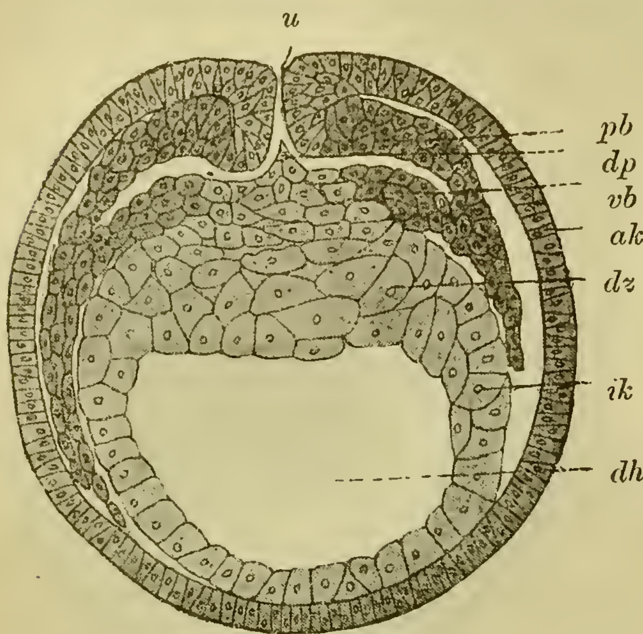


Fig. 86.

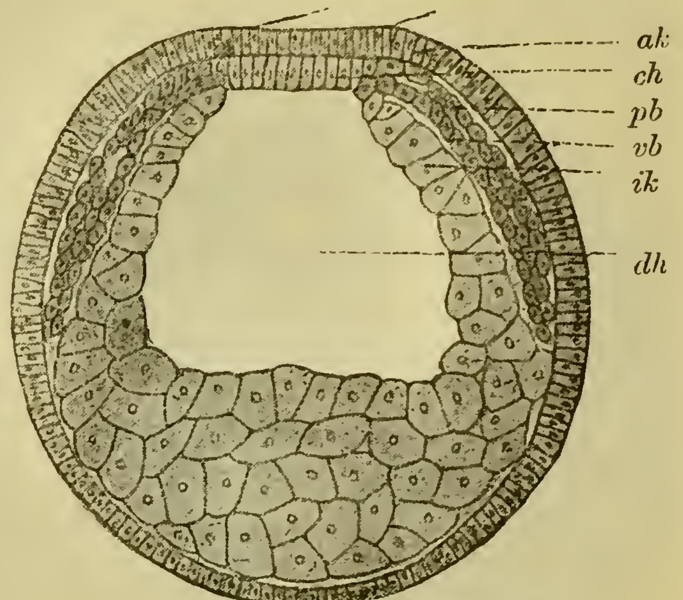


Fig. 87.

Fig. 86 und 87. **Querschnitte durch Coelomula-Keime von Triton.** Nach HERTWIG. Fig. 86 Querschnitt durch den Urmund; Fig. 87 Querschnitt vor dem Urmund. *u* Urmund, *dh* Darmhöhle, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt; *pb* parietales, *vb* viscerales Mittelblatt. *ch* Chorda.

Urmunde selbst (Fig. 87 *u*) kann man durch diesen von aussen in sie hineingelangen. Nur hier am Urmundrande ist der unmittelbare Uebergang der beiden Mittelblätter in die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter nachweisbar.

Auch die Anlage der Chorda zeigt bei diesen Coelomula-Keimen der Amphibien (Fig. 88) genau dieselben Verhältnisse wie beim Amphioxus (Fig. 76—79). Sie entsteht aus dem entodermalen Zellenstreifen, welcher die mediane Rückenlinie des Urdarmes bildet und den Raum zwischen den beiden flachen Coelom-Taschen einnimmt (Fig. 88 *A*). Während sich hier in der Mittellinie des Rückens das Nervencentrum anlegt und als „Medullar-Rohr" vom Exoderm abschnürt, erfolgt gleichzeitig, unmittelbar darunter, die Abschnürung der Chorda vom Entoderm (Fig. 88 *A*, *B*, *C*). Unterhalb der

Chorda bildet sich (aus der ventralen Entoderm-Hälfte der Gastrula) der Dauerdarm oder die bleibende Darmhöhle (*Enteron*) (Fig. 88 *B, dh*). Das geschieht dadurch, dass die beiden dorsalen, ursprünglich durch die Chorda-Platte (Fig. 88 *A, ch*) getrennten Seitenränder des Darm-Drüsenblattes (*ik*) unterhalb der Chorda in der Mittellinie zusammenwachsen und nunmehr für sich allein die Auskleidung der

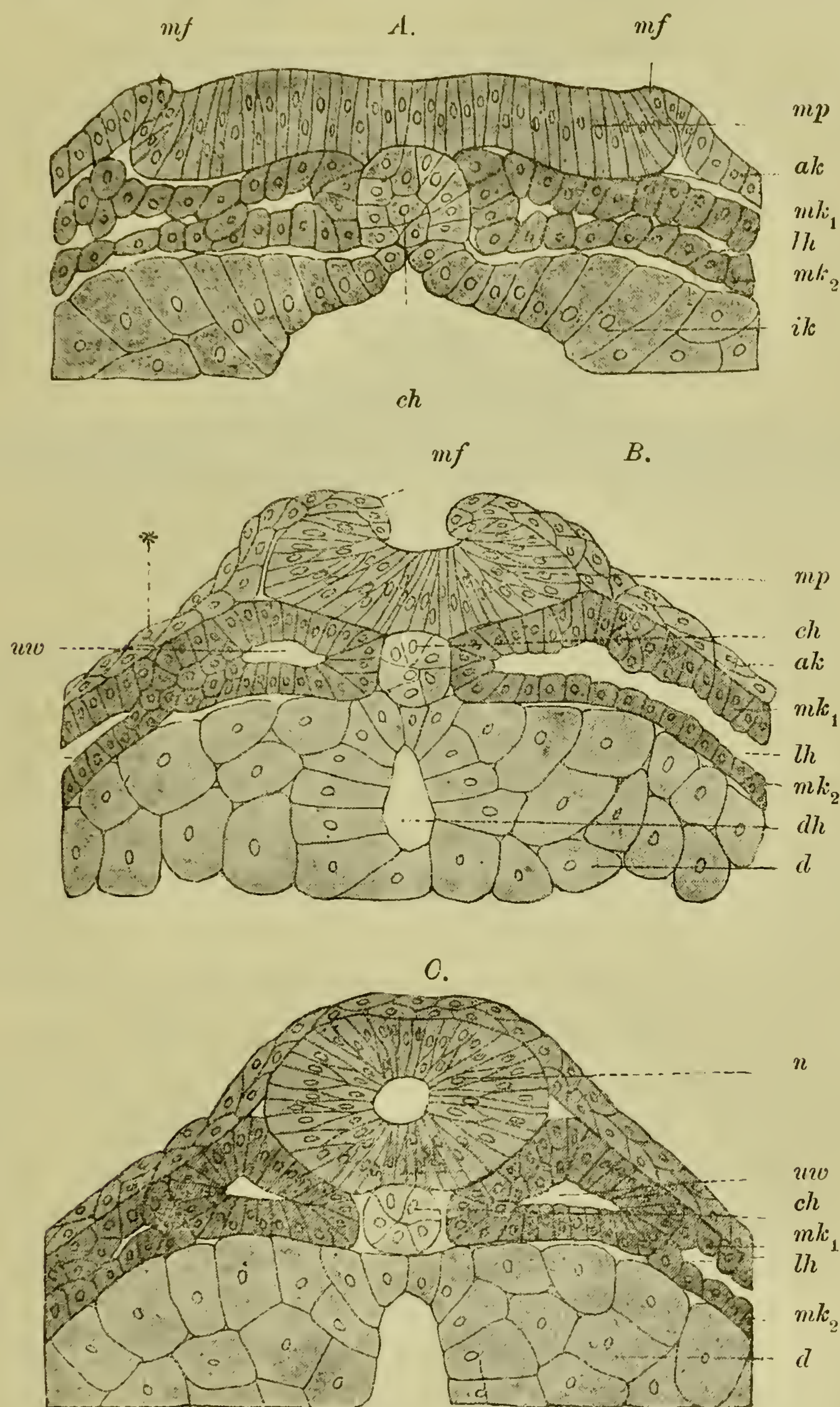


Fig. 88 *A*, *B*, *C*. **Querschnitte durch den Rückentheil von drei Triton-Keimen.** Nach Hertwig. In Fig. *A* beginnen die Medullar-Wülste (die parallelen Ränder der Markplatte) sich zu erheben; in Fig. *B* wachsen sie gegen einander; in Fig. *C* sind sie vereinigt und bilden das Medullar-Rohr, *mp* Medullar-Platte, *mf* Medullar-Falten, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, mk_1, mk_2 parietaler und visceraler Mesoblast, *uw* Ursegmenthöhlen, *ak* Exoderm, *ik* Entoderm, *dz* Dotterzellen, *dh* Darmhöhle.

Darmhöhle (*dh*) bilden (Enteroderm, Fig. 88 *C*). Alle diese wichtigen Veränderungen vollziehen sich zuerst vorn im Kopftheile des Keimes, und schreiten von da nach hinten fort; hier am hinteren Ende bildet die Umgebung des Urmundes, der bedeutungsvolle Urmundrand (das *Properistoma*) noch lange die Keimungsquelle (*Blastocrene*), oder die Neubildungszone für weitere Entwickelung.

Man braucht nur aufmerksam die vorstehenden Figuren (82—88) vergleichend zu betrachten, um sich zu überzeugen, dass in der That die cenogenetische Coelomation der Amphibien von der palingenetischen Form der Acranier (Fig. 76—81) direct sich ableiten lässt. Mit Recht konnte daher Hertwig auf Grund jener Vergleichung den folgenden wichtigen Satz aufstellen: „Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien wie beim Amphioxus Processe, die auf das Innigste in einander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Theile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort, wo noch lange Zeit eine Neubildungs-Zone bestehen bleibt, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers bewirkt wird.“

Derselbe Satz gilt nun aber auch für die Amnioten, die drei höheren Wirbelthier-Klassen, obgleich hier durch die colossale Ausbildung des Nahrungsdotters und die entsprechend stärkere Abplattung der Keimscheibe die Vorgänge der Coelomation noch mehr abgeändert und viel schwieriger zu erkennen sind. Da jedoch die ganze Gruppe der Amnioten erst in verhältnissmässig später Zeit aus der Klasse der Amphibien sich entwickelt hat, muss auch die Coelombildung der ersteren von derjenigen der letzteren direct abzuleiten sein. In der That ist das auch der Fall; selbst schon aus älteren, ganz objectiven Darstellungen lässt sich errathen, dass auch hier die wesentlichen Verhältnisse dieselben bleiben. So bildete Kölliker schon vor dreissig Jahren, in der ersten Auflage seiner „Entwickelungsgeschichte des Menschen“ (1861, S. 47) einige Querschnitte des Hühner-Keimes ab, deren Verhältnisse sich ohne weiteres auf die vorher geschilderten zurückführen und im Sinne von Hertwig's Coelom-Theorie deuten lassen. Ein Querschnitt durch den Keim des bebrüteten Hühner-Eies gegen Ende des ersten Brüte-Tages zeigt in der Mittellinie der Rückenfläche eine breite exodermale Medullarrinne (Fig. 89 *Rf*), unterhalb deren Mitte die Chorda (*ch*) und zu beiden Seiten derselben ein paar breite Mesoderm-Blätter (*sp*). Diese enthalten einen engen Spaltraum (*uwh*), der nichts

Anderes ist als die Anlage der Leibeshöhle. Die beiden Blätter, welche diese einschliessen, das obere Parietal-Blatt (*hpl*) und das untere Visceral-Blatt (*df*), sind nach aussen hin auf einander gepresst, aber deutlich unterscheidbar. Noch klarer wird dies etwas später, wenn die Medullar-Furche bereits zum Nervenrohr geschlossen ist (Fig. 90 *mr*). Durch eine Längsfalte ist hier das Mesoderm

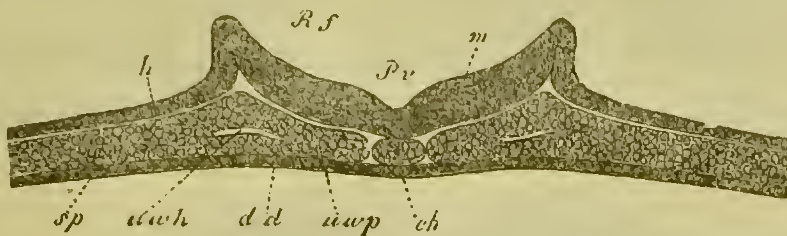


Fig. 89.

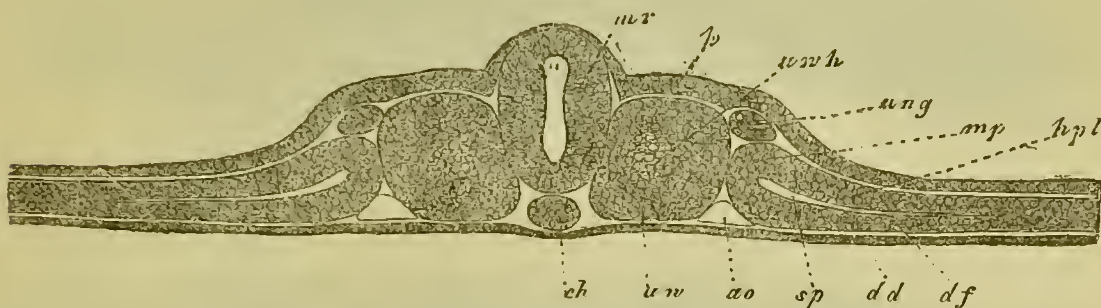


Fig. 90.

Fig. 89. **Querschnitt durch den Coelomula-Keim des Vogels** (von einem Hühner-Ei am Ende des ersten Tages der Bebrütung). Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte (Exoderm), *m* Medullarplatte, *Rf* Rückenfalten derselben, *Pv* Markfurche, *ch* Chorda, *uwp* medialer (innerer) Theil der Mittelblätter (Medial-Rand der Coelom-Taschen), *sp* lateraler (äusserer) Theil derselben oder Seitenplatten, *uwh* Anlage der Leibeshöhlen, *dd* Darmdrüsenblatt.

Fig. 90. **Querschnitt durch den Vertebrella-Keim des Vogels** (von einem Hühner-Ei am zweiten Brütetage). Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte, *mr* Medullar-Rohr, *ch* Chorda, *uw* Ursegmente, *uwh* Ursegment-Höhle (medialer Coelom-Rest), *sp* Laterale Coelom-Spalte, *hpl* Hautfaserblatt, *df* Darmfaserblatt, *ung* Urnieren-Gang, *ao* Primitive Aorten. *dd* Darmdrüsenblatt.

bereits in zwei Abschnitte jederseits zerfallen, eine innere (mediale) Ursegment-Platte (*uw*) und eine äussere (laterale) Seitenplatte; sowohl in der ersteren (*uwh*) als in der letzteren (*mp*) ist der enge Coelom-Spalt sichtbar. Derselbe erweitert sich später zur secundären Leibeshöhle, indem das parietale Hautfaserblatt (*hpl*) und das viscerale Darmfaserblatt (*df*) auseinander weichen.

Von besonderer Wichtigkeit ist dabei die Thatsache, dass die vier secundären Keimblätter auch hier bereits scharf geschieden und leicht von einander zu trennen sind. Nur in einem ganz beschränkten Bezirke hängen dieselben eng zusammen und gehen thatsächlich in einander über; und das ist der Bezirk des Urmundes, welcher bei den Amnioten zu einer dorsalen Längsspalte, der Primitivrinne, ausgezogen ist. Die beiden seitlichen

Lippenränder derselben bilden den Primitivstreif, der schon längst als die wichtigste Keimungsquelle und der Ausgangspunkt weiterer Processe erkannt ist (die „Axenplatte" von REMAK). Querschnitte durch diesen „Primitiv-Streif" (Fig. 91 und 92) zeigen uns, dass schon sehr frühzeitig (bei der Discogastrula des Hühnchens schon wenige Stunden nach der Bebrütung) die beiden primären Keimblätter im Primitiv-Streif (*x*) verwachsen, und dass von dieser verdickten Axenplatte aus (*y*) die beiden Mittelblätter rechts und links zwischen die ersteren hineinwachsen. Die beiden Lamellen

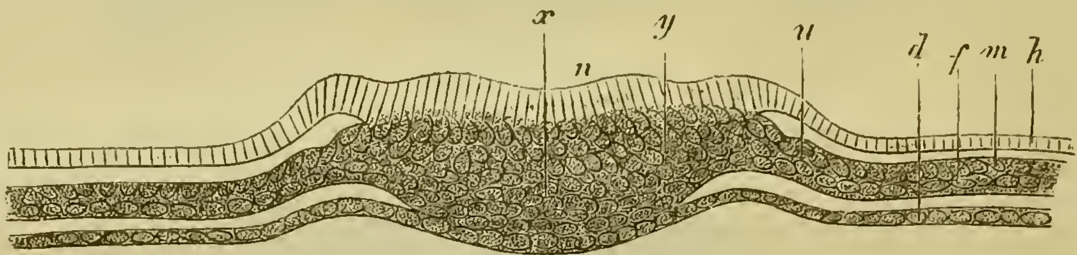


Fig. 91.

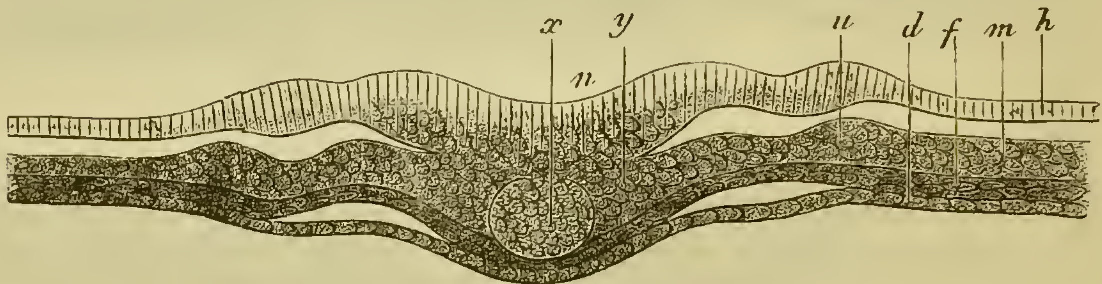


Fig. 92.

Fig. 91 und 92. **Querschnitt durch den Primitiv-Streif** (Urmund) **des Hühnchens**; Fig. 91 wenige Stunden nach Beginn der Bebrütung, Fig. 92 etwas später (nach WALDEYER). *h* Hornplatte, *n* Nervenplatte, *m* Hautfaserblatt, *f* Darmfaserblatt, *d* Darmdrüsenblatt, *y* Primitivstreif oder Axenplatte, in welcher alle vier Keimblätter zusammenhängen, *x* Anlage der Chorda. *u* Gegend der späteren Urnieren-Anlage.

der Coelomblätter, das parietale Hautfaserblatt (*m*) und das viscerale Darmfaserblatt (*f*) erscheinen noch dicht aufeinander gepresst, und weichen erst später auseinander, um die Leibeshöhle zu bilden. Zwischen den inneren (medialen) Rändern der beiden platten Coelom-Taschen liegt die Chorda (Fig. 92 *x*), welche auch hier aus der Mittellinie der Rückenwand des Urdarms hervorgeht.

Ganz ebenso wie die Coelomation der Vögel und Reptilien verhält sich auch diejenige der Säugethiere. Das ist von vornherein zu erwarten, da ja auch die eigenthümliche Gastrulation der Säugethiere phylogenetisch aus derjenigen der Reptilien hervorgegangen ist. Hier wie dort entsteht aus dem gefurchten Ei eine *Discogastrula stenostoma*, eine zweiblättrige Keimscheibe mit engem, hinterem Urmund oder Primitiv-Streif (vergl. oben S. 203). Auch hier stehen die beiden primären Keimblätter nur in der Aus-

dehnung des Primitiv-Streifs (an der Invaginations-Stelle der Blastula) in unmittelbarem Zusammenhang (Fig. 93 *pr*), und von dieser Stelle aus (vom Properistom oder Urmundrande) wachsen rechts und links die beiden Mittelblätter (*mk*) zwischen die ersteren hinein. An der schönen Abbildung, welche VAN BENEDEN von der Coelomula des Kaninchens gegeben hat (Fig. 93), kann man zugleich sehr deutlich sehen, dass jedes der vier secundären Keimblätter bloss aus einer einzigen Zellenschicht besteht.

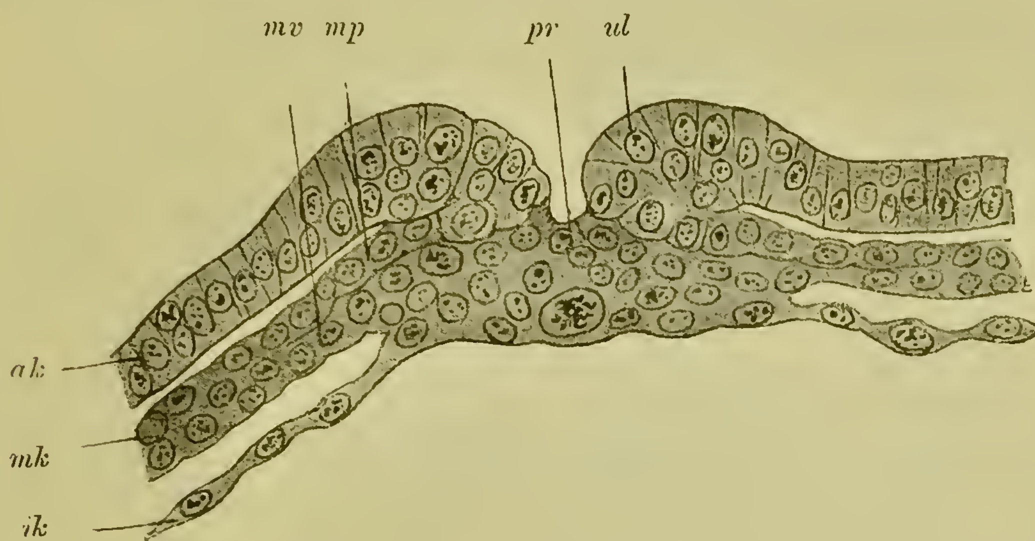


Fig. 93. **Querschnitt durch die Primitivrinne (oder den Urmund) eines Kaninchens**, nach VAN BENEDEN. *pr* Urmund, *ul* Urmund-Lippen (Primitiv-Falten), *ak* und *ik* äusseres und inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *mp* Parietal-Blatt, *mv* Visceral-Blatt des Mesoblasten.

Als eine Thatsache, welche für unsere Anthropogenie die grösste Bedeutung und ein hohes allgemeines Interesse besitzt, müssen wir schliesslich hervorheben, dass auch die vierblättrige Coelomula des Menschen ganz dieselbe Bildung wie diejenige des Kaninchens

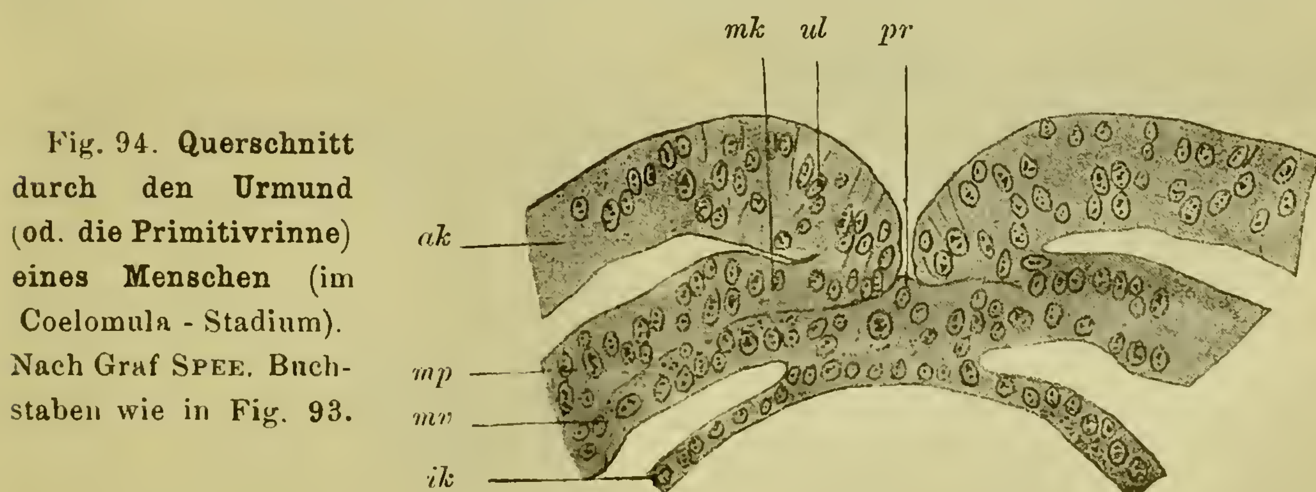


Fig. 94. **Querschnitt durch den Urmund (od. die Primitivrinne) eines Menschen** (im Coelomula-Stadium). Nach Graf SPEE. Buchstaben wie in Fig. 93.

(Fig. 93) besitzt. Ein Querschnitt, welchen Graf SPEE durch den Primitivstreif einer sehr jungen menschlichen Keimscheibe geliefert hat (Fig. 94), zeigt uns ganz deutlich, dass auch hier die vier secundären Keimblätter nur im Primitiv-Streifen untrennbar zu-

sammenhängen, und dass auch hier die plattgedrückten paarigen Coelomtaschen (*mk*) rechts und links vom Urmunde (*pr*) zwischen das äussere (*ak*) und das innere Keimblatt (*ik*) centrifugal hineinwachsen. Auch hier besteht das mittlere Keimblatt von Anfang an aus zwei getrennten Zellenschichten, aus dem parietalen (*mp*) und dem visceralen Mesoblasten (*mv*).

Durch diese übereinstimmenden Ergebnisse der besten neueren Untersuchungen (die noch durch zahlreiche einzelne Beobachtungen vieler, hier nicht erwähnter Forscher bestätigt werden) ist die Einheit des Wirbelthier-Stammes auch in der Coelomation, ebenso wie in der Gastrulation, erwiesen. Hier wie dort erscheint der unschätzbare Amphioxus — der einzige lebende Ueberrest der Acranier — als das ursprüngliche reine Urbild, welches diese wichtigsten Keimungs-Vorgänge uns in palingenetischer Form durch zähe Vererbung bis heute getreu conservirt hat. Aus diesem primären Bildungs-Typus lassen sich alle die verschiedenen Keimungs-Formen der übrigen Wirbelthiere, der Cranioten, durch secundäre Abänderungen cenogenetisch ableiten. Die von mir behauptete allgemeine Entstehung der Gastrula durch Einstülpung der Blastula ist nunmehr für alle Wirbelthiere klar erwiesen; in gleicher Weise aber auch die von Hertwig behauptete Entstehung der mittleren Keimblätter durch Einstülpung von ein paar Coelomtaschen, die vom Urmundrande ausgehen. Wie die Gastraea-Theorie die Entstehung und die Homologie der zwei primären Keimblätter, so erklärt die Coelom-Theorie diejenige der vier secundären Keimblätter. Immer ist die Ursprungs-Stätte derselben das „Properistoma", der ursprüngliche Urmund-Rand der Gastrula, an welchem die beiden primären Keimblätter unmittelbar in einander übergehen.

Ausserdem ist aber die *Coelomula* desshalb höchst wichtig, weil unmittelbar daraus die *Chordula* hervorgeht, die ontogenetische Wiederholung jener uralten, typischen, ungegliederten Helminthen-Form, welche zwischen dorsalem Nervenrohr und ventralem Darmrohr eine axiale Chorda besitzt. Diese bedeutungsvolle Chordula (Fig. 80—83) liefert uns einen werthvollen Stützpunkt für unsere Phylogenie; denn sie bezeichnet das wichtige Moment unserer Stammesgeschichte, in welchem sich der Stamm der Chordonien (Mantelthiere und Wirbelthiere) von den divergirenden übrigen Stämmen der Metazoen (Gliederthieren, Sternthieren, Weichthieren) für immer trennte.

Sechste Tabelle.

Uebersicht über die verschiedenen Gastrulations-Formen der Wirbelthiere.

Klassen oder Hauptgruppen der Wirbelthiere.	Eier und Nahrungsdotter.	Besondere Form der Gastrula.	Urmund, Prostoma (= Gastrula-Mund, = Blastoporus).
I. **Acrania** (Amphioxus) Schädellose.	Eier der Schädellosen klein, holoblastisch, ohne selbstständigen Nahrungsdotter.	**Leptogastrula bilateralis.** Urdarm leer. Entoderm eine einfache Zellenschicht.	Urmund eng, kreisrund, am Vegetal-Pol der Hauptaxe; Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten (am Hinterende).
II. **Cyclostoma** (Petromyzon) Pricken.	Eier der Pricken klein, holoblastisch, mit gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula cyclostoma.** Urdarm gefüllt mit gefurchtem Nahrungsdotter.	Urmund eng, kreisrund, am Vegetal-Pol der Hauptaxe. Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten.
III. **Pisces** (Selachii, Ganoides partim, Teleostei) Fische.	Eier der meisten Fische meroblastisch, mit mehr oder weniger grossem, ungefurchtem Nahrungsdotter.	**Discogastrula eurystoma.** Urdarm gefüllt mit ungefurchtem Nahrungsdotter, meistens mit Dottersack.	Urmund sehr weit, kreisrund, vom ganzen Umfang der Keimscheibe gebildet. Dorsal-Lippe hinten, Ventral-Lippe vorn.
IV. **Ganoides** (partim) (Accipenseriden oder Störe).	Eier der Störe (Chondroganoiden) klein, holoblastisch, mit rückgebildetem, gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula eurystoma.** Urdarm gefüllt mit gefurchtem Nahrungsdotter.	Urmund weit, vom Aequator der Eikugel gebildet. Dorsal-Lippe hinten, Ventral-Lippe vorn.
V. **Amphibia** (geschwänzte Salamander und schwanzlose Frösche).	Eier der Amphibien klein, holoblastisch, mit rückgebildetem, gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula stenostoma.** Urdarm in der Bauchwand mit Dotterdrüse	Urmund eng, mit Dotterpfropf am Aboral-Pol. Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten.
VI. **Amniota meroblasta** (Reptilia, Aves, Monotrema).	Eier der meroblastischen Amnioten sehr gross, mit voluminösem, ungefurchtem Nahrungsdotter.	**Discogastrula stenostoma.** Urdarm-Wand mit grossem, bauchständigem Dottersack.	Urmund eng, spaltförmig, als „Primitivrinne" oder Primitivstreif erscheinend. Dorsal-Lippe vorn, Ventral-Lippe hinten.
VII. **Didelphia** (Marsupialia) Beutelthiere.	Eier der Beutelthiere klein. Nahrungsdotter verflüssigt. Die vier ersten Blastomeren gleich.	**Epigastrula didelphium.** Urdarm-Wand mit kleiner Dotterblase (Nabelblase).	Urmund sehr eng, als Primitivrinne auftretend, spaltförmig.
VIII. **Placentalia** Placental-Thiere oder Choriata (Zottenhaut-Thiere).	Eier der Placentalthiere klein. Nahrungsdotter verflüssigt. Die zwei ersten Blastomeren ungleich.	**Epigastrula monodelphium.** Urdarm-Wand mit kleiner Dotterblase (Nabelblase).	Urmund sehr eng, als Primitivrinne auftretend, spaltförmig.

Siebente Tabelle.

Uebersicht über die Namen der Keimblätter. Schichtenbau.
(Synonyme der vier secundären Keimblätter).

I. **Exoderma.** Aeusseres Keimblatt. Epiblast. **Ectoblastus**	II. **Mesoderma.** Mittleres Keimblatt. Mesoblast. **Mesoblastus**		III. **Entoderma.** Inneres Keimblatt. Hypoblast. **Endoblastus**
Sensorisches Blatt. (Empfindungs-Schicht). **Ectoblast.**	Motorisch-germinatives Blatt (Bewegungs-Schicht und Zeugungs-Schicht). **Mesoblast und Mesenchym.**		Trophisches Blatt (Ernährungs-Schicht). **Entoblast**
Sinnesblatt. **Neuralblatt** Aeusseres Grenzblatt. *Methorium externum.* Animales Deckenblatt.	Muskelblatt. **Parietal-Blatt.** Aeusseres Mittelblatt. *Fibrosum externum.* Animales Faserblatt.	Gefässblatt. **Visceralblatt.** Inneres Mittelblatt. *Fibrosum internum.* Vegetales Faserblatt.	Schleimblatt. **Enteralblatt** Inneres Grenzblatt. *Methorium internum.* Vegetales Deckenblatt.
Neuroblast *Lamina neurodermalis* Hautsinnes-blatt. **Ectoblast** (Haupt-Producte: Sinneszellen und Nerven; Oberhaut).	**Myoblast** *Lamina inodermalis.* Hautfaser-blatt. **Dermoblast** (Haupt-Producte: Muskelzellen und Skelet; Lederhaut).	**Gonoblast** *Lamina inogastralis.* Darmfaser-blatt. **Angioblast** (Haupt-Producte: Geschlechts-zellen und Blutgefässe; Gefässhaut).	**Enteroblast** *Lamina endogastralis.* Darmdrüsen-blatt. **Endoblast** (Haupt-Producte: Drüsenzellen und Darm-Epithel; Schleimhaut.)
Hautschicht. *Epidermis.*	Fleischschicht. *Myodermis.*	Gefässschicht. *Haemodermis.*	Schleimschicht. *Gastrodermis.*
Leibeswand Somatopleura. Animales Doppelblatt.		**Darmwand** Splanchnopleura. Vegetales Doppelblatt.	

Achte Tabelle.

Uebersicht über die vier Hauptgruppen der Metazoen, welche nach der Zahl der Keimblätter unterschieden werden können.

Keimgruppe.	Keimblätter.	Keimform.	Thierklassen.
I. Einblättrige Thiere. **Monoblastica** (ohne Urdarm).	1. **Blastoderma** (Keimhaut).	**Blastula.** Blasenlarve (mit Keimhöhle oder Blastocoel).	Blastaeaden (Volvocina, Catallacta, Magosphaera).
II. Zweiblättrige Thiere. **Diploblastica** (mit Urdarm).	1. **Exoderma** (Ectoblastus). 2. **Entoderma** (Endoblastus).	**Gastrula.** Becherlarve (mit Urdarmhöhle und Urmund; Progaster und Prostoma).	Gastraeaden (Physemaria, Olynthus, Hydra. Die niederen Coelenterien).
III. Dreiblättrige Thiere. **Triploblastica** (mit Darmhöhle — Gastrocanal-System, stets ohne After — ohne Leibeshöhle).	1. **Exoderma** Hautblatt. 2. **Mesoderma** (in Form von Mesenchym) Mittelblatt. 3. **Entoderma** Darmblatt.	**Mesomula.** Massenlarve oder Embryo mit massivem Mesenchym zwischen den beiden primären Keimblättern.	Die meisten Coelenterien: (Spongien, Acraspeden, Korallen, Ctenophoren, Platoden). Niederste Coelomarien.
IV. Vierblättrige Thiere. **Tetrablastica** (mit Darmhöhle und mit Leibesbeshöhle; meistens mit After und mit Blutgefässen).	1. **Neuralblatt** Hautsinnesblatt Neuroblast. 2. **Parietalblatt** Hautfaserblatt Myoblast. 3. **Visceralblatt** Darmfaserblatt Gonoblast. 4. **Enteralblatt** Darmdrüsenblatt Enteroblast.	**Coelomula.** Taschenlarve oder Embryo mit Darmhöhle und Leibeshöhle. Darmwand aus den beiden inneren Blättern (Darmblättern) gebildet, Leibeswand aus den beiden äusseren (Hautblättern).	Die meisten Coelomarien: Helminthes (grosse Mehrzahl). Mollusca, Echinoderma, Articulata, (Annelides, Crustacea, Tracheata). Tunicata, Vertebrata (Acrania, Craniota).

Neunte Tabelle.

Uebersicht über die sechs Fundamental-Organe (A) und die drei Körperhöhlen (B) der Chordula, und ihre Entstehung aus den Keimblättern.

A. Die Fundamental-Organe der Chordula.

I. und II. Die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter.	Sonderung der vier secundären Keimblätter.	Embryonal-Platten.	Fundamental-Organe.
I. Primitiv-Organe des äusseren oder oberen Keimblattes: **Exoderm** oder Ectoblast (Animales Blatt) Epiblast.	1. Oberhaut der Chordula (= Exoderm der Gastrula).	1. Ceratoblast. Hornplatte (Decken-Ectoblast).	1. **Epidermis.** Oberhaut (und ihre Anhänge).
	2. Dorsaler Median-Theil der Oberhaut.	2. Neuroblast. Markplatte (Nervenplatte) Nerven-Ectoblast.	2. **Medullar-Rohr.** Nerven-Centrum (Gehirn und Rückenmark) und peripheres Nervensystem.
II. Primitiv-Organe des inneren oder unteren Keimblattes: **Entoderm** oder Endoblast (Vegetales Blatt) Hypoblast.	3. Median-Theil der Rückenwand des Urdarms.	3. Chordablast (Chorda-Platte) (Axen-Endoblast).	3. **Chorda dorsalis** (Axenstab) Skelet-Axe.
	4. und 5. Die beiden Blätter der Coelom-Taschen (Aeussere und innere Lamelle). Paarige Seitentheile der Rückenwand des Urdarms.	4. Parietal-Mesoblast (Aeusseres Blatt der Coelom-Taschen). Lederplatte.	4. **Hautfaser-Blatt** (Aeusseres Mittelblatt) Musculöses Faserblatt der Leibeswand.
		5. Visceral-Mesoblast (Inneres Blatt der Coelom-Taschen). Gefässplatte.	5. **Darmfaser-Blatt** (Inneres Mittelblatt). Musculöses Faserblatt der Darmwand.
	6. Bauchwand des Urdarms.	6. Enteroblast (Decken-Endoblast). (Darm-Endoblast.)	6. **Darmdrüsen-Blatt.** Enteroderm (Epithelien des Darmrohrs und der Darmdrüsen).

B. Primäre Höhlen im Leibe der Chordula.

I. **Animale Höhle.**	Wand gebildet von Exoderm-Epithelien.	1. Unpaares Nervenrohr.	1. Höhle des Nervenrohrs. **Medullar-Canal.**
II. **Vegetale Höhlen.**	Wände gebildet von Entoderm-Epithelien.	2 a. und 2 b. Paarige Coelom-Taschen.	2 a und 2 b. Rechte und linke Leibeshöhle **Coeloma.**
		3. Unpaares Darmrohr.	3 Höhle des Dauerdarms. Gastrocoel

Elfter Vortrag.

Die Wirbelthier-Natur des Menschen.

„Erkenne Dich selbst! Das ist der Quell aller Weisheit, sagten grosse Denker der Vorzeit, und man grub den Satz mit goldenen Buchstaben in die Tempel der Götter. Sich selbst zu erkennen, erklärte Linné für den wesentlichsten unbestreitbaren Vorzug des Menschen vor allen übrigen Geschöpfen. In der That weiss ich keine Untersuchung, welche des freien und denkenden Menschen würdiger wäre, als die Erforschung seiner selbst. Denn fragen wir uns nach dem Zwecke unseres Daseins, so werden wir ihn unmöglich ausser uns setzen können. Für uns selbst sind wir da!"

Karl Ernst Baer (1824).

Stammes-Einheit der Wirbelthiere. Wesentlicher Charakter der Vertebraten-Structur. Amphioxus und Prospondylus, Urwirbelthiere. Chorda als centrales Axen-Skelet. Animaler Rückenleib mit Nervenrohr. Vegetaler Bauchleib mit Darmrohr. Kopfhälfte mit Gehirn und Kiemendarm. Rumpfhälfte mit Rückenmark und Leberdarm.

Inhalt des elften Vortrages.

Die Bundesgenossenschaft der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Stellung des Menschen im zoologischen System. Die Typen oder Stämme des Thierreichs. Die phylogenetischen Beziehungen der zwölf Thierstämme. Protozoen und Metazoen. Coelenterien und Coelomarien. Die Einheit des Wirbelthierstammes, mit Inbegriff des Menschen. Wesentliche Charakter-Züge der Vertebraten. Amphioxus und das hypothetische Urwirbelthier (Prospondylus). Scheidung des einfachen bilateralen Körpers in Kopf und Rumpf. Axenstab oder Chorda. Die Antimeren oder symmetrischen Körperhälften. Medullar-Rohr oder Nervenrohr (Gehirn und Rückenmark). Drei Paar Sinnesorgane (Nasen, Augen, Ohren). Chordascheide (Perichorda). Musculatur. Lederhaut. Oberhaut. Leibeshöhle. Darmcanal. Kiemendarm in der Kopfhälfte; Leberdarm in der Rumpfhälfte. Kiemen und Lungen. Magen und Dünndarm. Leber. Blutgefässe und Herz. Vornieren (Pronephridien). Segmentale Geschlechts-Organe (Gonaden). Metamerie oder Gliederung der Wirbelthiere.

Litteratur:

Johannes Müller, 1833. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* (*IV. Aufl.* 1844.)

Derselbe, 1835—1843. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Carl Gegenbaur, 1874. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* (*II. Aufl.* 1878.)

Thomas Huxley, 1863. *Die Stellung des Menschen in der Natur.*

Derselbe, 1873. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere.*

Carl Gegenbaur, 1883. *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* (*IV. Aufl.* 1890.)

Robert Wiedersheim, 1884. *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*II. Aufl.* 1888.)

Derselbe, 1887. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit.*

XI.

Meine Herren!

Auf dem labyrinthisch verschlungenen Wege unserer individuellen Entwickelungsgeschichte haben wir jetzt bereits mehrere feste Stützpunkte durch die Erkenntniss jener bedeutungsvollen Keimformen gewonnen, die wir als Cytula, Morula, Blastula, Gastrula, Coelomula, Chordula unterschieden haben. Vor uns liegt aber nunmehr die schwierige Aufgabe, die complicirte Gestalt des menschlichen Körpers mit allen seinen verschiedenen Theilen, Organen, Gliedern u. s. w. aus der Gestalt der einfachen Chordula abzuleiten. Die Entstehung dieser vierblättrigen Keimform aus der zweiblättrigen Gastrula haben wir bereits früher betrachtet. Die beiden primären Keimblätter, welche den ganzen Körper der Gastrula bilden, und die beiden, zwischen ihnen entwickelten Mittelblätter der Coelomula sind die vier einfachen Zellschichten oder Epithelien, aus denen allein sich die verwickelte Gestalt des ausgebildeten menschlichen und thierischen Körpers aufbaut. Die Erkenntniss dieses Aufbaues ist so schwierig, dass wir uns zunächst nach einer Bundesgenossin umsehen wollen, die uns über viele Hindernisse hinweghelfen wird.

Diese mächtige Bundesgenossin ist die Wissenschaft der vergleichenden Anatomie. Sie hat die Aufgabe, durch Vergleichung der ausgebildeten Körperformen bei den verschiedenen Thiergruppen die allgemeinen Gesetze der Organisation zu erkennen, nach denen der Thierkörper sich aufbaut; zugleich soll sie durch kritische Abschätzung des Unterschiedsgrades zwischen den verschiedenen Thierklassen und den grösseren Thiergruppen die systematischen Verwandtschafts - Verhältnisse derselben feststellen. Während man früher diese Aufgabe in einem teleologischen Sinne auffasste und in der thatsächlich bestehenden zweckmässigen Organisation der Thiere nach einem vorbedachten „Bauplane“ des Schöpfers suchte, hat sich neuerdings durch Feststellung der De-

scendenz-Theorie die vergleichende Anatomie viel mehr vertieft; ihre philosophische Aufgabe hat sich dahin gesteigert, die Verschiedenheit der organischen Formen durch die Anpassung, ihre Aehnlichkeit durch die Vererbung zu erklären. Zugleich soll sie in der stufenweise verschiedenen Form-Verwandtschaft den verschiedenen Grad der Bluts-Verwandtschaft zu erkennen, und den Stammbaum des Thierreiches annähernd zu ergründen suchen. Die vergleichende Anatomie ist hierdurch in die innigste Verbindung einerseits mit der vergleichenden Ontogenie, anderseits mit der Systematik der organischen Körper getreten.

Wenn wir nun fragen, welche Stellung der Mensch unter den übrigen Organismen nach den neuesten Errungenschaften der vergleichenden Anatomie und Systematik einnimmt, wie sich die Stellung des Menschen im zoologischen Systeme durch Vergleichung der entwickelten Körperformen gestaltet, so erhalten wir darauf eine ganz bestimmte und bedeutungsvolle Antwort; und diese Antwort giebt uns für das Verständniss der embryonalen Entwickelung und für ihre phylogenetische Deutung ausserordentlich wichtige Aufschlüsse. Seit Cuvier und Baer, seit den gewaltigen Fortschritten, welche durch diese beiden grossen Zoologen in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts herbeigeführt wurden, ist die Ansicht zu allgemeiner Geltung gelangt, dass das ganze Thierreich in eine geringe Anzahl von grossen Hauptabtheilungen oder Typen zerfällt. Typen nennt man sie, weil ein gewisser typischer oder charakteristischer Körperbau innerhalb jeder dieser Abtheilungen sich constant erhält. Neuerdings, nachdem wir auf diese berühmte Typenlehre die Descendenz-Theorie angewendet haben, sind wir zur Erkenntniss gelangt, dass dieser gemeinsame „Typus" die Folge der Vererbung ist; alle Thiere eines Typus stehen in dem Verhältnisse unmittelbarer Blutsverwandtschaft zu einander, sind Glieder eines Stammes und können von je einer gemeinsamen Stammform abgeleitet werden. Cuvier und Baer nahmen vier solche Typen an: die Wirbelthiere (*Vertebrata*), Gliederthiere (*Articulata*), Weichthiere (*Mollusca*) und Strahlthiere (*Radiata*). Die drei ersten von diesen vier alten Typen bestehen auch noch heute und können als natürliche phylogenetische Einheiten, als Stämme oder Phylen, im Sinne der Descendenz-Theorie aufgefasst werden. Ganz anders steht es mit dem vierten Typus, den Strahlthieren. Diese Radiaten, im Anfange unseres Jahrhunderts noch sehr wenig bekannt, bildeten damals die Rumpelkammer, in welcher man alle niederen, nicht zu jenen drei ersten Typen gehörigen Thiere zusammenwarf. Als man

sie dann im Laufe der letzten sechzig Jahre genauer kennen lernte, ergab sich, dass darunter mindestens vier bis acht verschiedene Typen unterschieden werden müssen. Somit ist die Gesammtzahl der thierischen Stämme oder Phylen jetzt auf acht bis zwölf gestiegen (vergl. den XX. Vortrag).

Diese zwölf Stämme des Thierreichs sind nun aber keineswegs coordinirte, von einander unabhängige Typen, sondern stehen in bestimmten, theilweise subordinirten Beziehungen zu einander und haben eine sehr verschiedene phylogenetische Bedeutung. Sie dürfen daher nicht einfach in einer Reihe hinter einander aufgeführt werden, wie bis vor zwanzig Jahren fast allgemein geschah und auch heute noch in vielen Lehrbüchern geschieht. Vielmehr müssen dieselben in drei subordinirte Hauptgruppen von ganz verschiedenem Werthe zusammengefasst und die einzelnen Stämme nach denjenigen Principien phylogenetisch geordnet werden, welche ich zuerst 1872 in meiner Monographie der Kalkschwämme (I, S. 465) aufgestellt und sodann in den „Studien zur Gastraea-Theorie" weiter ausgeführt habe. Demnach haben wir zuerst die einzelligen Urthiere (*Protozoa*) von den vielzelligen Darmthieren (*Metazoa*) zu trennen; nur diese letzteren, nicht jene ersteren, zeigen die wichtigen Vorgänge der Eifurchung und Gastrulation; nur die Metazoen besitzen einen Urdarm, bilden Keimblätter und Gewebe.

Die Metazoen, die Gewebthiere oder Darmthiere, zerfallen dann wieder in zwei Hauptabtheilungen, je nachdem sich zwischen den beiden primären Keimblättern eine Leibeshöhle entwickelt oder nicht; wir können diese beiden Hauptgruppen als Niederthiere (*Coelenteria*) und Oberthiere (*Coelomaria*) unterscheiden; erstere werden auch oft *Zoophyta* oder *Coelenterata* genannt, letztere *Bilateria* oder *Bilaterata*. Diese Unterscheidung ist um so wichtiger, als die Niederthiere (ohne Coelom) niemals Blut und Blutgefässe besitzen; auch fehlt ihnen stets der After. Die Oberthiere hingegen (mit Leibeshöhle) besitzen meistens auch einen After, sowie Blut und Blutgefässe. Zu den Niederthieren oder Coelenterien gehören vier Stämme: die *Histonagi* (die ältesten Metazoen, Blastaeaden und Gastraeaden), die Schwämme (*Spongiae*), die Nesselthiere (*Cnidaria*) und die Plattenthiere (*Platodes*). Hingegen können wir unter den Oberthieren oder Coelomarien nicht weniger als sechs Stämme unterscheiden; unter diesen bilden die tiefstehenden Wurmthiere (*Helminthes*) die gemeinsame (von den Platoden abgeleitete) Stammgruppe, aus welcher sich die fünf übrigen, typischen Stämme der Coelomarien entwickelt haben: die ungegliederten Weichthiere

(*Mollusca*), die fünfstrahligen Sternthiere (*Echinoderma*), die Gliederthiere (*Articulata*), die Mantelthiere (*Tunicata*) und die Wirbelthiere (*Vertebrata*).

Der Mensch ist seinem ganzen Körperbau nach ein echtes Wirbelthier, und entwickelt sich aus dem befruchteten Ei genau in derselben charakteristischen Weise, wie alle übrigen Vertebraten. Ueber diese fundamentale Thatsache kann gegenwärtig nicht der mindeste Zweifel mehr bestehen, und ebensowenig darüber, dass alle Wirbelthiere eine natürliche phylogenetische Einheit bilden, einen einzigen Stamm. Denn sämmtliche Glieder dieses Stammes, vom Amphioxus und den Cyclostomen bis zu den Affen und Menschen hinauf, besitzen dieselbe charakteristische Lagerung, Verbindung und Entwickelung der Central-Organe, und entstehen in gleicher Weise aus der gemeinsamen Keimform der Chordula. Ohne nun hier auf die schwierige Frage von der Herkunft dieses Stammes einzugehen, müssen wir doch jetzt schon die wichtige Thatsache feststellen, dass der Vertebraten-Stamm zu sechs von den elf übrigen Stämmen in gar keiner directen verwandtschaftlichen Beziehung steht; diese sechs entfernteren Phylen sind die Infusorien, Spongien, Cnidarien, Mollusken, Articulaten und Echinodermen. Dagegen bestehen wichtige, und zum Theil nähere phylogenetische Beziehungen zu den fünf übrigen Stämmen: zu den Rhizopoden (durch die Amoeben), zu den Histonagen (durch die Blastula und Gastrula), zu den Platoden und Helminthen (durch die Coelomula), sowie zu den Tunicaten (durch die Chordula).

In welcher Weise diese phylogenetischen Beziehungen bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse zu deuten sind, und welche Stellung demnach die Wirbelthiere im Stammbaum des Thierreichs einnehmen, das werden wir später zu untersuchen haben (im XX. Vortrage). Gegenwärtig wird es unsere nächste Aufgabe sein, die Wirbelthier-Natur des Menschen noch schärfer in's Auge zu fassen und vor Allem die wesentlichen Eigenthümlichkeiten der Organisation hervorzuheben, durch welche sich der Vertebraten-Stamm von den elf übrigen Stämmen des Thierreichs durchgreifend unterscheidet. Erst durch diese vergleichend-anatomischen Betrachtungen werden wir in den Stand gesetzt, uns auf dem schwierigen Wege unserer Keimesgeschichte zurecht zu finden. Denn die Entwickelung selbst der einfachsten und niedrigsten Wirbelthiere aus jener einfachen Chordula (Fig. 80—83) ist immerhin ein so verwickelter und schwer zu verfolgender Vorgang,

dass man nothwendig die Grundzüge der Organisation des ausgebildeten Wirbelthieres bereits kennen muss, um den Gang seiner Entwickelung zu begreifen. Ebenso nothwendig ist es aber auch, dass wir uns bei dieser übersichtlichen anatomischen Charakteristik des Wirbelthier-Organismus nur an die wesentlichen Thatsachen halten, und alle unwesentlichen bei Seite lassen. Wenn ich Ihnen demnach jetzt zunächst eine ideale anatomische Darstellung von der Grundgestalt des Wirbelthieres und seiner inneren Organisation entwerfe, so lasse ich alle untergeordneten Eigenschaften bei Seite und beschränke mich nur auf die wichtigsten Charakter-Züge.

Allerdings wird Ihnen da wahrscheinlich Vieles als sehr „wesentlich" erscheinen, was im Lichte der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte nur von untergeordneter, secundärer Bedeutung, oder selbst ganz unwesentlich ist. Unwesentlich in diesem Sinne sind z. B. Schädel und Wirbelsäule, unwesentlich sind ferner die Extremitäten oder Gliedmaassen. Freilich besitzen diese Körpertheile eine sehr hohe physiologische Bedeutung: ja sogar die höchste! Aber für den morphologischen Begriff des Wirbelthieres sind sie deshalb unwesentlich, weil sie nur den höheren Wirbelthieren zukommen, den niederen aber fehlen. Die niedersten Wirbelthiere haben weder Schädel und Wirbel, noch besitzen sie Extremitäten oder Gliedmaassen. Auch der menschliche Embryo durchläuft ein Stadium, in welchem er ebenfalls noch keinen Schädel und keine Wirbel besitzt, in welchem der Rumpf noch vollständig einfach erscheint, in welchem von Gliedmaassen, von Armen und Beinen noch keine Spur vorhanden ist. In diesem Stadium der Entwickelung gleicht der Mensch und jedes andere höhere Wirbelthier wesentlich derjenigen einfachsten Vertebraten-Form, welche nur noch ein einziges, gegenwärtig lebendes Wirbelthier zeitlebens bewahrt. Dieses einzige niederste Wirbelthier, das die allergrösste Beachtung verdient, nächst dem Menschen unzweifelhaft das interessanteste aller Wirbelthiere, ist das berühmte, schon mehrfach von uns betrachtete Lanzetthierchen oder der Amphioxus (Taf. X und XI). Da wir dasselbe später (im XVI. und XVII. Vortrage) genau untersuchen werden, will ich hier nur ein paar vorläufige Bemerkungen darüber vorausschicken.

Der Amphioxus lebt im Sande des Meeres vergraben, erreicht eine Länge von 5—7 Centimeter und hat in vollkommen ausgebildetem Zustande die Gestalt eines ganz einfachen länglich-lanzetförmigen Blattes. Desshalb wurde er Lanzetthierchen genannt. Der schmale Körper ist von beiden Seiten zusammengedrückt, nach

vorn und hinten fast gleichmässig zugespitzt, ohne jede Spur von äusseren Anhängen, ohne Gliederung des Körpers in Kopf, Hals, Brust, Unterleib u. s. w. Seine ganze Gestalt ist so einfach, dass sein erster Entdecker es für eine nackte Schnecke erklärte. Erst viel später, vor einem halben Jahrhundert, wurde das merkwürdige kleine Wesen genauer untersucht, und nun stellte sich heraus, dass dasselbe ein wahres Wirbelthier ist. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass dasselbe die grösste Bedeutung für die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Vertebraten, also auch für die Phylogenie des Menschen besitzt. Denn der Amphioxus verräth uns das wichtige Geheimniss des Ursprungs der Wirbelthiere aus den wirbellosen Wurmthieren, und schliesst sich in seiner Entwickelung und seinem Körperbau unmittelbar an gewisse niedere Mantelthiere, an die Ascidien an.

Wenn wir nun durch den Körper dieses Amphioxus mehrere Schnitte legen, erstens senkrechte Längsschnitte durch den ganzen Körper in der Richtung von vorn nach hinten, und zweitens senkrechte Querschnitte durch denselben von rechts nach links, so bekommen wir anatomische Bilder, die für uns sehr lehrreich sind. (Vergl. Fig. 95–99 und Taf. X und XI.) Sie entsprechen nämlich im Wesentlichen dem Ideale, welches wir uns durch Abstraction mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Ontogenie von dem Urtypus oder dem Urbilde des Wirbelthieres überhaupt entwerfen können; von der längst ausgestorbenen Stammform, welcher der ganze Stamm seinen Ursprung verdankt. Da wir die phylogenetische Einheit des Vertebraten-Stammes für zweifellos halten und für alle Wirbelthiere, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf, die gemeinsame Abstammung von einer uralten Stammform annehmen, so sind wir auch berechtigt, uns von diesem Urwirbelthiere (*Prospondylus* oder *Vertebraea*) eine bestimmte morphologische Vorstellung zu machen. Wir brauchen an den realen Durchschnitten des Amphioxus nur geringe und unwesentliche Aenderungen vorzunehmen, um zu einem solchen idealen anatomischen Bilde oder Schema von der Urform des Wirbelthieres zu gelangen, wie uns Fig. 95—99 zeigt. Der Amphioxus weicht so wenig von dieser Urform ab, dass wir ihn geradezu in gewissem Sinne ebenfalls als ein modificirtes „Urwirbelthier“ bezeichnen können. (Vergl. Taf. X und XI mit Fig. 95—99.)

Die äussere Gestalt unseres hypothetischen Urwirbelthieres war jedenfalls sehr einfach, und wahrscheinlich derjenigen des Lanzetthierchens mehr oder weniger ähnlich. Der bilaterale oder

zweiseitig-symmetrische Körper wird langgestreckt und seitlich zusammengedrückt gewesen sein (Fig. 95—97), im Querschnitt oval (Fig. 98, 99). Aeussere Gliederung und äussere Anhänge, in Form von Gliedmaassen, Beinen oder Flossen, fehlten. Dagegen ist vielleicht die Scheidung des Körpers in zwei Hauptabschnitte, Kopf und Rumpf, bei unserem *Prospondylus* deutlicher gewesen, als bei seinem wenig veränderten Urenkel, dem *Amphioxus*. In beiden Thieren enthält die vordere Körperhälfte oder der Kopf andere Hauptorgane als der Rumpf, und zwar eben so wohl auf der Rückenseite als auf der Bauchseite. Da diese wichtige Scheidung auch bereits bei den Ascidien zu finden ist, jenen bedeutungsvollen wirbellosen Stammverwandten der Wirbelthiere, so dürfen wir annehmen, dass sie bereits bei den Prochordonien bestand, den gemeinsamen Vorfahren beider Stämme. Sie ist auch bei den jugendlichen Larven der Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16) sehr ausgesprochen, und das ist um so interessanter, als diese palingenetische Larvenform auch in anderer Hinsicht ein wichtiges Bindeglied zwischen den höheren Wirbelthieren einerseits und den Schädellosen (*Acrania*) anderseits darstellt.

Der Kopf der Acranier, oder die vordere Körperhälfte (sowohl des realen Amphioxus, als des idealen Prospondylus), enthält in der Bauchhälfte den Kiemendarm und das Herz, in der Rückenhälfte das Gehirn und die Sinnesorgane. Der Rumpf hingegen, oder die hintere Körperhälfte, schliesst in der Bauchhälfte den Leberdarm und die Geschlechtsdrüsen ein, in der Rückenhälfte hingegen das Rückenmark und den grössten Theil der Musculatur.

Auf dem Längsschnitte durch das Urbild des Wirbelthieres (Fig. 95) zeigt sich in der Mitte des Körpers ein dünner und biegsamer, aber fester Stab von cylindrischer Gestalt, welcher vorn und hinten zugespitzt endet (*ch*). Derselbe geht der ganzen Länge nach mitten durch den Körper hindurch und bildet als centrale Skelet-Axe die ursprüngliche Grundlage des späteren Rückgrates oder der Wirbelsäule. Es ist der Axenstab oder die *Chorda dorsalis*, auch *Chorda vertebralis*, Wirbelstrang, Axenstrang, Wirbelsaite, Rückensaite, *Notochorda* oder kurzweg *Chorda* genannt. Dieser feste, aber zugleich biegsame und elastische Axenstab besteht aus einer knorpelartigen Zellenmasse und bildet das innere Axen-Skelet oder centrale Gerüst des Körpers, welches ausschliesslich die Wirbelthiere und Mantelthiere besitzen, und welches allen übrigen Thieren gänzlich fehlt. Als erste Anlage des Rückgrats besitzt er bei allen Wirbelthieren, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf,

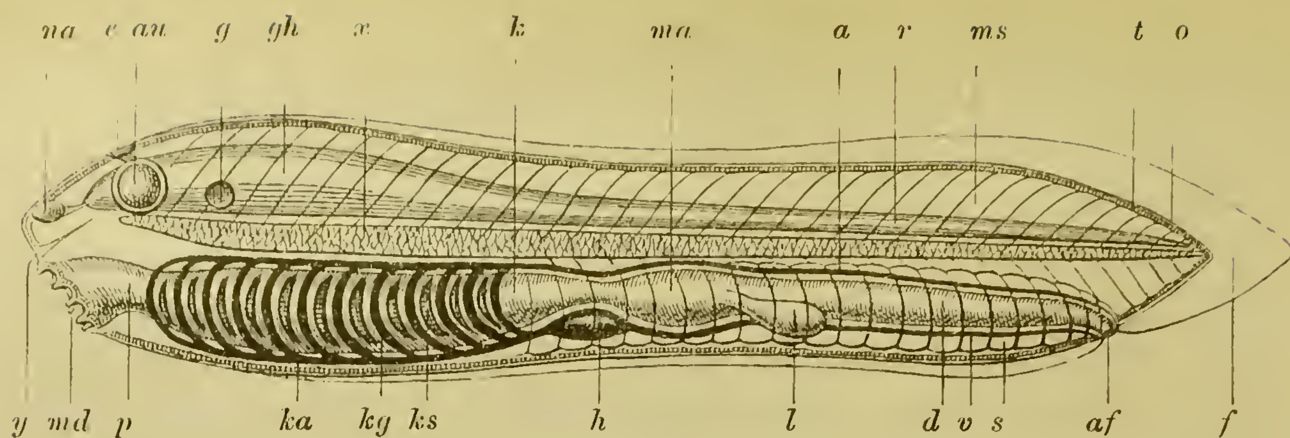


Fig. 95.

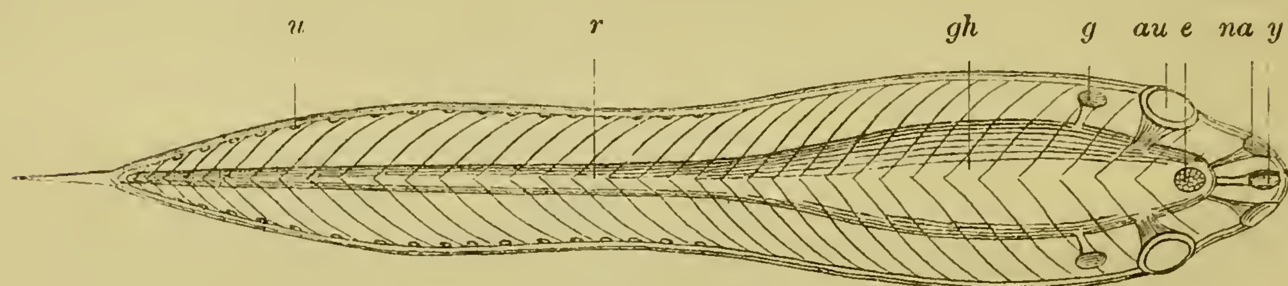


Fig. 96.

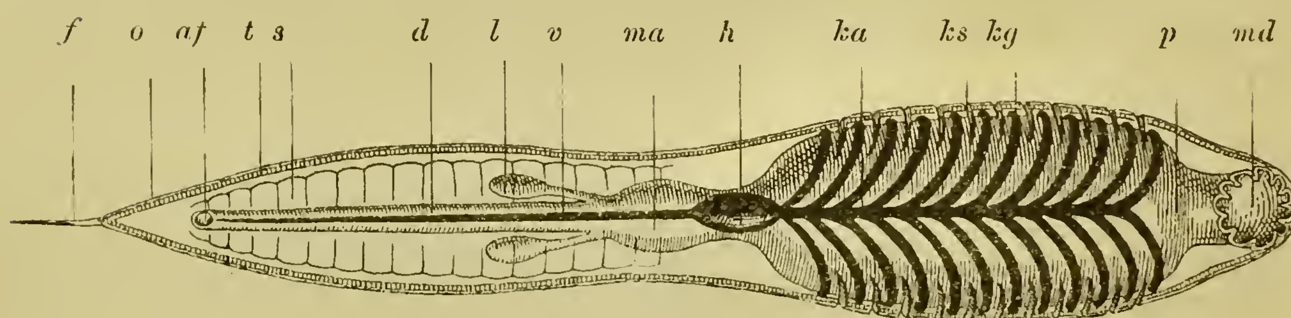


Fig. 97.

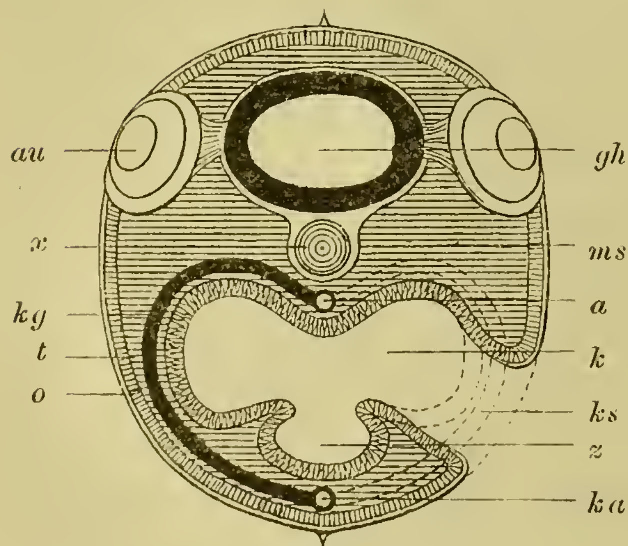


Fig. 98.

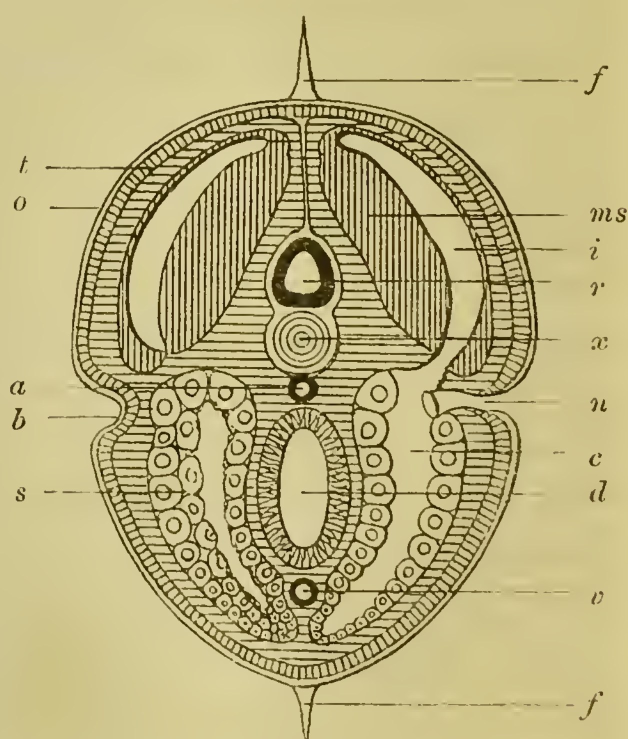


Fig. 99.

Fig. 95—99. **Das ideale Urwirbelthier (Prospondylus). Schema.** Fig. 95. Seiten-Ansicht (von links). Fig. 96. Rücken-Ansicht. Fig. 97. Bauch-Ansicht. Fig. 98. Querschnitt durch den Kopf (links durch die Kiementasche, rechts durch die Kiemenspalte). Fig. 99. Querschnitt durch den Rumpf (rechts ist ein Vornieren-Canal getroffen). *a* Aorta, *af* After, *au* Auge, *b* Seitenfurche (Urnierengang), *c* Coelom (Leibeshöhle), *d* Dünndarm, *e* Parietal-Auge (Epiphysis), *f* Flossen-

überall dieselbe fundamentale Bedeutung. Aber nur beim Amphioxus und den Cyclostomen bleibt der Axenstab in seiner einfachsten Gestalt zeitlebens bestehen. Beim Menschen und allen höheren Wirbelthieren hingegen ist er nur im frühesten Keimzustande zu finden und wird später durch die gegliederte Wirbelsäule ersetzt.

Der Axenstab oder die Chorda ist die reale feste Hauptaxe des Wirbelthier-Körpers, welche zugleich der idealen Längsaxe entspricht und uns zur Orientirung über die allgemeinen Lagerungs-Verhältnisse der wichtigsten Organe der Vertebraten als feste Richtschnur dient. Wir stellen uns dabei den Wirbelthier-Körper in seiner ursprünglichen, natürlichen Lagerung vor, wobei die Längsaxe horizontal oder wagerecht liegt, die Rückenseite nach oben, die Bauchseite nach unten (Fig. 95). Wenn wir durch diese Längsaxe in ihrer ganzen Länge einen senkrechten Durchschnitt legen, so zerfällt dadurch der ganze Körper in zwei Seitenhälften, welche symmetrisch gleich sind: rechte und linke Hälfte. In beiden Hälften liegen ursprünglich ganz dieselben Organe, in derselben gegenseitigen Lagerung und Verbindung; nur ihr Lagen-Verhältniss zur senkrechten Schnittebene oder Mittelebene ist gerade umgekehrt; die linke Hälfte ist das Spiegelbild der rechten. Beide Seitenhälften nennen wir Gegenstücke oder Antimeren. In jener senkrechten Schnittebene, welche beiden Hälften trennt, geht vom Rücken zum Bauche, entsprechend der Pfeilnaht des Schädels, die Pfeilaxe (Sagittal-Axe) oder Rücken-Bauch-Axe (Dorsoventral-Axe). Wenn wir hingegen durch die Chorda einen horizontalen Längsschnitt legen, so zerfällt dadurch der ganze Körper in eine dorsale oder Rückenhälfte, und in eine ventrale oder Bauchhälfte. Diejenige Schnittlinie, welche quer durch den Körper hindurch von der rechten zur linken Seite geht, ist die Queraxe, Frontal-Axe oder Lateral-Axe. (Vergl. Taf. IV und V, S. 320)[84]).

Die beiden Körperhälften des Wirbelthieres, welche durch diese horizontale Queraxe und zugleich durch die Chorda getrennt werden, haben eine ganz verschiedene Bedeutung. Die Rückenhälfte ist vorzugsweise der animale Theil des Körpers und enthält den grössten Theil der sogenannten animalen Organe, des Nerven-

saum der Haut, *g* Gehörbläschen, *gh* Gehirn, *h* Herz, *i* Muskelhöhle (dorsale Coelomtasche), *k* Kiemendarm, *ka* Kiemen-Arterie, *kg* Kiemen-Gefässbogen, *ks* Kiemenspalten, *l* Leber, *ma* Magen, *md* Mund, *ms* Muskeln, *na* Nase (Geruchsgrube), *n* Nieren-Canälchen, *u* Oeffnungen derselben, *o* Oberhaut, *p* Schlund, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *u* Nieren-Oeffnungen (Poren der Seitenfurche), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda, *y* Hypophysis (Hirnanhang), *z* Schlundrinne oder Kiemenrinne (Hypobranchial-Rinne).

Systems, Muskel-Systems, Knochen-Systems u. s. w.; Werkzeuge der Bewegung und Empfindung. Die Bauchhälfte hingegen ist wesentlich der vegetale Theil des Körpers und enthält den grössten Theil der vegetalen Organe des Wirbelthieres: das Darm- und Gefäss-System, das Geschlechts-System u. s. w.; Werkzeuge der Ernährung und Fortpflanzung. Demnach ist an der Bildung der Rückenhälfte vorzugsweise das äussere, dagegen an der Bildung der Bauchhälfte vorzugsweise das innere Keimblatt betheiligt. Jede der beiden Hälften entwickelt sich in Gestalt eines Rohres und umschliesst eine Höhlung, in welcher ein anderes Rohr eingeschlossen ist. Die Rückenhälfte enthält die enge, oberhalb der Chorda gelegene Rückgrathöhle oder den Wirbel-Canal, in welchem das röhrenförmige Centralnerven-System, das Markrohr, liegt. Die Bauchhälfte hingegen enthält die viel geräumigere, unterhalb der Chorda gelegene Eingeweidehöhle oder Leibeshöhle, in welcher der Darmcanal mit allen seinen Anhängen liegt.

Das Markrohr oder Medullar-Rohr, wie man das centrale Nervensystem der Wirbelthiere oder das Seelen-Organ in seiner ursprünglichen Anlage nennt, besteht beim Menschen und bei allen höheren Wirbelthieren aus zwei sehr verschiedenen Theilen: dem umfangreichen Gehirn, welches im Kopfe innerhalb des Schädels liegt, und dem langgestreckten Rückenmark, welches sich von da aus über den ganzen Rücken-Theil des Rumpfes erstreckt (Taf. V, Fig. 11—16 *n*). Auch bei unserem Urwirbelthier ist diese Zusammensetzung bereits angedeutet. Die vordere Körperhälfte, welche dem Kopfe entspricht, umschliesst eine kolbenförmige Blase, das Gehirn (*gh*); dieses setzt sich nach hinten in das dünnere cylindrische Rohr des Rückenmarks fort (*r*). Es besteht also dieses hochwichtige Seelen-Organ, welches die Empfindung, den Willen und das Denken der Wirbelthiere bewirkt, hier noch in höchst einfacher Gestalt. Die dicke Wand des Nervenrohrs, welches unmittelbar über dem Axenstabe durch die Längsaxe des Körpers verläuft, umschliesst einen engen, mit Flüssigkeit erfüllten Central-Canal (Fig. 95—99 *r*). In derselben einfachsten Gestalt tritt das Medullar-Rohr noch heute vorübergehend im Keime aller Vertebraten auf (vergl. Taf. V, Fig. 11—13), und in derselben einfachsten Form besteht es noch heute zeitlebens beim Amphioxus; nur ist in dessen cylindrischem Markrohr der Unterschied von Gehirn und Rückenmark kaum angedeutet. Das Markrohr des Lanzetthierchens verläuft als ein dünnes, langes Rohr von fast gleichem Durchmesser, oberhalb der Chorda, beinahe

durch die ganze Länge des Körpers (Taf. XI, Fig. 15), und nur ganz vorn zeigt eine geringe Anschwellung desselben das Rudiment eine Hirnblase an. Wahrscheinlich hängt diese Eigenthümlichkeit des Amphioxus mit der theilweisen Rückbildung seines Kopfes zusammen, da einerseits die Ascidien-Larven (Taf. X, Fig. 5), anderseits die jungen Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16) die Scheidung des blasenförmigen Gehirns oder Kopfmarks von dem dünneren, röhrenförmigen Rückenmark deutlich zeigen.

Auf derselben phylogenetischen Ursache beruht vermuthlich auch die mangelhafte Beschaffenheit der Sinnesorgane des *Amphioxus*, die wir später (im XVI.) Vortrage besprechen werden. *Prospondylus* dagegen hat wahrscheinlich drei Paar Sinnes-Organe besessen, wenn auch nur von sehr einfacher Beschaffenheit: ein Paar Geruchs-Grübchen, ganz vorne (Fig. 95, 96 *na*), ein Paar Augen (*au*) in der Seitenwand des Gehirns, und dahinter ein Paar einfache Gehörbläschen (*g*). Vielleicht war auch oben auf dem Scheitel noch ein unpaares „Scheitel-Auge" (Parietal-Auge oder Pineal-Auge) vorhanden (*Epiphysis, e*).

In der senkrechten Median-Ebene, oder der Mittel-Ebene, welche den zweiseitigen Körper in eine rechte und linke Hälfte theilt, liegt bei unseren Schädellosen unterhalb der Chorda das Mesenterium und Darmrohr, oberhalb das Markrohr, und über diesem eine membranöse Scheidewand der beiden Körperhälften oder Antimeren. Mit dieser Scheidewand hängt die bindegewebige Masse zusammen, welche sowohl das Markrohr als die darunter gelegene Chorda scheidenartig umhüllt und daher Chorda-Scheide (*Perichorda*) genannt wird; sie entsteht aus jenem dorsalen und medialen Theile der Coelom-Taschen, welchen wir beim Embryo der Cranioten als Skeletplatte oder „Sclerotom" kennen lernen werden. Während bei letzteren aus dieser Chorda-Scheide der wichtigste Theil des Skelets hervorgeht, Wirbelsäule und Schädel, bleibt sie dagegen bei den Acraniern in einfachster Form bestehen, als eine weiche Connectiv-Masse, von welcher dünne, membranöse Scheidewände zwischen die einzelnen Muskelplatten oder Myotome hineingehen (Fig. 95, 96 *ms*).

Rechts und links von der Chorda-Scheide, beiderseits des Markrohres und des darunter gelegenen Axenstabes, erblicken wir bei allen Wirbelthieren die mächtigen Fleischmassen, welche die Musculatur des Rumpfes zusammensetzen und die Bewegungen desselben vermitteln. Obwohl dieselben bei den entwickelten Wirbelthieren ausserordentlich mannichfaltig gesondert und zusammengesetzt

sind (entsprechend den vielen differenzirten Theilen des Knochengerüstes), so können wir doch bei unserem idealen Urwirbelthiere nur zwei Paar solcher Hauptmuskeln unterscheiden, welche parallel der Chorda durch die gesammte Länge des Körpers hindurchgehen. Das sind die oberen (dorsalen) und unteren (ventralen) Seitenrumpfmuskeln. Die oberen (dorsalen) Seitenrumpfmuskeln oder die ursprünglichen Rückenmuskeln (Fig. 99 *ms*) bilden die dicke Fleischmasse des Rückens. Die unteren (ventralen) Seitenrumpfmuskeln oder die ursprünglichen Bauchmuskeln bilden dagegen die fleischige Bauchwand. Erstere sowohl als letztere sind gegliedert, und bestehen aus einer Doppelreihe von Muskelplatten (Fig. 95, 96 *ms*); die Zahl dieser Myotome bestimmt die Zahl der Rumpfglieder oder Metameren. Die Myotome entwickeln sich ebenfalls aus der Wand der Coelomtaschen (Fig. 99 *i*).

Nach aussen von diesem Fleischrohr finden wir die äussere feste Umhüllung des Wirbelthier-Körpers, welche Lederhaut oder Leder, Corium oder Cutis genannt wird (Taf. IV, *l*). Diese derbe und dichte Umhüllung besteht in ihren tieferen Schichten vorzüglich aus Fett und lockerem Bindegewebe, in ihren oberflächlichen Schichten aus Hautmuskeln und festerem Bindegewebe. Sie geht als zusammenhängende Decke über die gesammte Oberfläche des fleischigen Körpers hinweg und ist bei allen Schädelthieren von beträchtlicher Dicke. Bei unseren Acraniern hingegen ist die Lederhaut nur eine dünne Bindegewebs-Lamelle, eine unbedeutende „Lederplatte" (*Lamella corii*, Fig. 95—99 *t*).

Unmittelbar über der Lederhaut liegt aussen die Oberhaut (*Epidermis, o*); die allgemeine Hülle der ganzen äusseren Oberfläche. Aus dieser Oberhaut wachsen bei den höheren Wirbelthieren die Haare, Nägel, Federn, Krallen, Schuppen u. s. w. hervor. Sie besteht nebst allen ihren Anhängen und Producten bloss aus einfachen Zellen und enthält keine Blutgefässe. Ihre Zellen hängen mit den Endigungen der Empfindungs-Nerven zusammen. Ursprünglich ist die Oberhaut eine ganz einfache, bloss aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Decke der äusseren Körperoberfläche, eine permanente „Hornplatte". In dieser einfachsten Form, als einschichtiges Epithel, wird sie bei allen Vertebraten angelegt und besteht sie bei den Acraniern zeitlebens. Später verdickt sie sich bei den höheren Wirbelthieren und sondert sich in zwei Schichten, eine äussere, festere Hornschicht und eine innere, weichere Schleimschicht; sodann wachsen auch aus ihr zahlreiche äussere und innere

Anhänge hervor, nach aussen die Haare, Nägel, Krallen u. s. w., nach innen die Schweissdrüsen, Talgdrüsen u. s. w.

Wahrscheinlich erhob sich bei unserm Urwirbelthier in der Mittellinie des Körpers die Haut in Gestalt eines senkrecht stehenden Flossensaumes (*f*). Einen ähnlichen, um den grössten Theil des Körpers herumgehenden Flossensaum besitzen noch heute der Amphioxus und die Cyclostomen; einen gleichen finden wir am Schwanze der Fischlarven und Froschlarven oder Kaulquappen vor.

Nachdem wir diese äusseren Körpertheile der Wirbelthiere und die animalen Organe betrachtet haben, welche vorzugsweise die Rückenhälfte, oberhalb der Chorda einnehmen, wenden wir uns zu den vegetalen Organen, die grösstentheils in der Bauchhälfte, unterhalb des Axenstabes liegen. Hier finden wir bei allen Schädelthieren eine grosse Leibeshöhle oder Eingeweidehöhle. Die umfangreiche Leibeshöhle, die den grössten Theil der Eingeweide umschliesst, entspricht nur einem Theile des ursprünglichen Coeloms, das wir im X. Vortrage betrachtet haben; man kann sie daher als Metacoel unterscheiden. Gewöhnlich wird sie jetzt kurzweg als Coelom bezeichnet; früher hiess sie in der Anatomie „Pleuroperitonealhöhle". Beim Menschen und bei allen übrigen Säugethieren (aber nur bei diesen!) zerfällt dieses Coelom im entwickelten Zustande in zwei verschiedene Höhlen, welche durch eine quere Scheidewand, das muskulöse Zwerchfell, vollständig getrennt sind. Die vordere oder Brusthöhle (Pleura-Höhle) enthält die Speiseröhre, das Herz und die Lungen; die hintere oder Bauchhöhle (Peritoneal-Höhle) enthält Magen, Dünndarm, Dickdarm, Leber, Milz, Nieren u. s. w. Bei den Embryonen der Säugethiere aber bilden diese beiden Höhlen, ehe das Zwerchfell entwickelt ist, eine einzige zusammenhängende Leibeshöhle, ein einfaches Coelom, und so finden wir dieses auch bei allen niederen Wirbelthieren zeitlebens vor. Ausgekleidet ist diese Leibeshöhle mit einer zarten Zellenschicht, dem Coelom-Epithel. Bei den Acraniern ist das Coelom sowohl dorsal als ventral gegliedert, wie ihre metameren Muskeltaschen und Urogenital-Organe deutlich beweisen (Fig. 99).

Das wichtigste von allen Eingeweiden in der Leibeshöhle ist der ernährende Darmcanal, dasjenige Organ, welches bei der Gastrula den ganzen Körper darstellt. Dasselbe ist bei allen Wirbelthieren ein langes, von der Leibeshöhle umschlossenes, streckenweise mehr oder weniger differenzirtes Rohr und besitzt zwei Oeffnungen: eine Mundöffnung zur Aufnahme der Nahrung (Fig. 95, 97 *md*) und eine Afteröffnung zur Abgabe der unbrauchbaren Stoffe

oder Excremente (*af*). An dem Darmcanal (Taf. IV, V *d*) hängen zahlreiche Drüsen, die von grosser Bedeutung für den Wirbelthierkörper sind und alle aus dem Darm hervorwachsen. Solche Drüsen sind die Speicheldrüsen, Lunge, Leber und zahlreiche kleinere Drüsen. Fast alle diese Anhänge fehlen noch den Acraniern; nur ein paar einfache Leberschläuche (Fig. 95, 97 *l*) waren wahrscheinlich schon bei der Stammform der Wirbelthiere vorhanden. Die Wandung sowohl des eigentlichen Darmcanales, als aller dieser Anhänge besteht aus zwei verschiedenen Schichten: die innere, zellige Auskleidung ist das Darmdrüsenblatt, die äussere, faserige Umhüllung hingegen entsteht aus dem Darmfaserblatt; sie ist grösstentheils aus Muskelfasern zusammengesetzt, welche die Verdauungsbewegungen des Darmes bewirken, und aus Bindegewebsfasern, welche eine feste Hülle bilden. Eine Fortsetzung derselben ist das Gekröse oder Mesenterium, ein dünnes, bandförmiges Blatt, mittelst dessen das Darmrohr an der Bauchseite der Chorda befestigt ist, ursprünglich die dorsale Scheidewand der beiden Coelom - Taschen (Taf. IV, Fig. 8 *t*). Der Darmcanal ist bei den Wirbelthieren sowohl im Ganzen als in den einzelnen Abtheilungen mannichfaltig umgebildet, trotzdem die ursprüngliche Grundlage überall dieselbe und höchst einfach ist. In der Regel ist das Darmrohr länger (oft vielmals länger) als der Körper, und daher innerhalb der Leibeshöhle in viele Windungen zusammengelegt, besonders im hinteren Theile. Ausserdem ist dasselbe beim Menschen und den höheren Wirbelthieren in verschiedene, oft durch Klappen getrennte Abtheilungen gesondert: Mundhöhle, Schlundhöhle, Speiseröhre, Magen, Dünndarm, Dickdarm und Mastdarm. Alle diese Theile gehen aus einer ganz einfachen Anlage hervor, die ursprünglich (wie beim Amphioxus zeitlebens) als ein ganz gerader cylindrischer Canal unter der Chorda von vorn nach hinten läuft (Taf. XI, Fig. 15, 16).

Da der Darmcanal in morphologischer Beziehung als das älteste und wichtigste Organ des Thierkörpers angesehen werden kann, so ist es von Interesse, seine wesentliche Beschaffenheit beim Wirbelthiere scharf ins Auge zu fassen und von allen unwesentlichen Theilen abzusehen. In dieser Beziehung ist besonders zu betonen, dass der Darmcanal aller Wirbelthiere eine sehr charakteristische Trennung in zwei Haupt-Abtheilungen zeigt, eine vordere und eine hintere Kammer. Die vordere Kammer ist der Kopfdarm oder Kiemendarm (Fig. 95—97 *p, k*) und dient vorzugsweise zur Athmung. Die hintere Abtheilung ist der Rumpfdarm oder Leberdarm und besorgt die Verdauung (*ma, d*).

Bei allen Vertebraten bilden sich schon frühzeitig rechts und links in der vorderen Abtheilung des Kopfdarms eigenthümliche Spalten, welche in der innigsten Beziehung zu dem ursprünglichen Athmungsgeschäfte der Wirbelthiere stehen, die sogenannten Kiemenspalten (*ks*). Alle niederen Wirbelthiere, der Amphioxus, die Pricken, die Fische, nehmen beständig Wasser durch die Mundöffnung auf und lassen dieses Wasser durch die seitlichen Spalten des Schlundes wieder austreten. Das Wasser, welches durch den Mund eindringt, dient zur Athmung. Der in demselben enthaltene Sauerstoff wird von den Blutcanälen eingeathmet, welche sich auf den zwischen den Kiemenspalten befindlichen Leisten, den „Kiemenbogen" ausbreiten, (*kg*). Diese ganz charakteristischen Kiemenspalten und Kiemenbogen finden sich beim Embryo des Menschen und aller höheren Wirbelthiere in früher Zeit seiner Entwickelung ebenso vor, wie sie bei den niederen Wirbelthieren überhaupt zeitlebens bleiben (Taf. VI—IX). Die Kiemenbogen und Kiemenspalten sind jedoch bei den Säugethieren, Vögeln und Reptilien niemals als wirkliche Athmungsorgane thätig, sondern entwickeln sich allmählich zu ganz anderen Theilen. Dass sie aber trotzdem anfänglich in derselben Form wie bei den Fischen auftreten, das ist einer der interessantesten Beweise für die Abstammung dieser drei höheren Wirbelthier-Klassen von den Fischen.

Nicht minder interessant und bedeutungsvoll ist ein Organ, welches bei allen Wirbelthieren aus der Bauchwand des Kiemendarms sich entwickelt, die Kiemenrinne oder Hypobranchial-Rinne. Bei den Acraniern wie bei den Ascidien besteht dieselbe zeitlebens als eine drüsige, flimmernde Rinne, welche vom Munde aus in der ventralen Mittellinie des Kiemendarms nach hinten läuft und kleine Nahrungskörperchen dem Magen zuführt (Fig. 98 *z*). Bei den Cranioten hingegen entwickelt sich daraus die Schilddrüse (*Thyreoidea*), jene vor dem Kehlkopf gelegene Drüse, welche, pathologisch vergrössert, den Kropf (*Struma*) bildet.

Aus dem Kopfdarm entstehen aber nicht allein die Kiemen, die Werkzeuge der Wasser-Athmung bei den niederen Vertebraten, sondern auch die Lungen, die Organe der Luftathmung für die fünf höheren Klassen. Hier bildet sich nämlich aus dem Schlunde des Embryo frühzeitig eine blasenförmige Ausstülpung und gestaltet sich bald zu zwei geräumigen, später mit Luft gefüllten Säcken. Diese Säcke sind die beiden luftathmenden Lungen, welche an die Stelle der wasserathmenden Kiemen treten. Jene blasenförmige Ausstülpung aber, aus der die Lungen entstehen, ist nichts Anderes

als die bekannte luftgefüllte Blase, welche bei den Fischen die Schwimmblase heisst und als hydrostatisches Organ oder Schwimmapparat das specifische Gewicht des Fisches erleichtert. Den niedersten beiden Wirbelthier-Klassen, den Acraniern und Cyclostomen, fehlt diese Einrichtung noch ganz.

Die zweite Hauptabtheilung des Vertebraten-Darms, der Rumpfdarm oder Leberdarm, welcher die Verdauung besorgt, ist bei den Acraniern (im Gegensatze zu den Cranioten) sehr einfach gebildet; er besteht aus zwei verschiedenen Kammern. Die erste Kammer, unmittelbar hinter dem Kiemendarm, ist der blasenförmig erweiterte Magen (*ma*); die zweite, engere und längere Kammer ist der gerade gestreckte Dünndarm (*d*); er öffnet sich hinten an der Bauchseite durch den After (*af*). Nahe der Grenze beider Kammern mündet in die Darmhöhle die Leber, in Gestalt eines einfachen Schlauches oder Blindsackes (*l*); bei *Amphioxus* ist dieselbe unpaar (Taf. XI, Fig. 15 *lb*); bei *Prospondylus* hingegen war sie vermuthlich paarig. (Fig. 95, 97 *l*).

In den engsten morphologischen und physiologischen Beziehungen zum Darmcanal steht das Gefäss-System der Wirbelthiere, dessen wichtigste Bestandtheile sich aus dem Darmfaserblatt entwickeln. Dasselbe besteht aus zwei verschiedenen, aber unmittelbar zusammenhängenden Abtheilungen, dem Blutgefäss-System und dem Lymphgefäss-System. In den Hohlräumen des ersteren ist das rothe Blut, in denen des letzteren die farblose Lymphe enthalten. Zum Lymphgefäss-System gehören zunächst die eigentlichen Lymphcanäle oder Saugadern, welche durch alle Organe verbreitet sind und die verbrauchten Säfte aus den Geweben aufsaugen und in das venöse Blut abführen; ausserdem aber auch die Chylusgefässe, welche den weissen Chylus oder Milchsaft, den vom Darm bereiteten Ernährungs-Saft, aufsaugen und ebenfalls dem Blute zuführen.

Das Blutgefäss-System der Wirbelthiere ist sehr mannichfaltig ausgebildet, scheint aber ursprünglich bei den Urwirbelthieren in so einfacher Form bestanden zu haben, wie dasselbe bei den Ringelwürmern (z. B. den Regenwürmern) und beim Amphioxus noch heute zeitlebens fortbesteht. Demnach würden vor allen als wesentliche ursprüngliche Hauptbestandtheile desselben zwei grosse unpaare Blutcanäle zu betrachten sein, welche in der Faserwand des Darmes liegen und in der Mittel-Ebene des Körpers längs des Darmcanals verlaufen, das eine über, das andere unter demselben. Diese beiden Hauptcanäle geben zahlreiche Aeste an alle Körpertheile ab und gehen vorn und hinten im Bogen in

einander über; wir wollen sie die Urarterie und die Urvene nennen. Erstere entspricht dem Rückengefässe, letztere dem Bauchgefässe der Würmer. Die Urarterie oder Principal-Arterie, gewöhnlich *Aorta* genannt (Fig. 95 *a*) liegt oben auf dem Darm, in der Mittellinie seiner Rückenseite, und führt sauerstoffreiches oder arterielles Blut aus den Kiemen in den Körper hinein. Die Urvene oder Principal-Vene (Fig. 97 *v*) liegt unten am Darm, in der Mittellinie seiner Bauchseite, und wird daher auch *Vena subintestinalis* genannt; sie führt kohlensäurereiches oder venöses Blut aus dem Körper zu den Kiemen zurück. Vorn an der Kiemenabtheilung des Darmes hängen beide Hauptcanäle durch mehrere Verbindungs-Aeste zusammen, welche bogenförmig zwischen den Kiemenspalten emporsteigen. Diese „Kiemengefässbogen“ (*kg*) verlaufen längs der Kiemenbogen und betheiligen sich direct am Athmungsgeschäft. Die vordere Fortsetzung der Principal-Vene, welche an der Bauchwand des Kiemendarms verläuft und jene Gefässbogen nach oben abgiebt, ist die Kiemenarterie (*ka*). An der Grenze zwischen beiden Theilen des Bauchgefässes erweitert sich dasselbe zu einem contractilen spindelförmigen Schlauche (Fig. 95, 97 *h*). Das ist die einfachste Anlage des Herzens, welches sich später bei den höheren Wirbelthieren und beim Menschen zu einem vierkammerigen Pumpwerk gestaltet. Beim *Amphioxus* fehlt das Herz, wahrscheinlich in Folge von Rückbildung. Bei *Prospondylus* hingegen bestand das ventrale Kiemenherz wahrscheinlich in derselben einfachsten Form, wie wir es noch heute bei den Ascidien und beim Embryo der Cranioten finden (Fig. 95, 97 *h*).

Die Nieren, welche bei allen Wirbelthieren als Werkzeuge der Ausscheidung oder als Harnorgane thätig sind, zeigen in den verschiedenen Abtheilungen dieses Stammes sehr mannichfaltige und verwickelte Verhältnisse; wir werden dieselben im XXIX. Vortrage näher betrachten. Hier sei nur kurz erwähnt, dass dieselben bei unserem hypothetischen Urwirbelthiere wahrscheinlich in ähnlicher Form bestanden, wie sie noch heute der Amphioxus zeigt; als sogenannte Vornieren (*Protonephra*). Diese setzten sich ursprünglich aus einer Doppelreihe von kleinen Canälchen zusammen, welche die verbrauchten Säfte oder den Harn direct aus der Leibes-Höhle nach aussen abführten (Fig. 99 *n*). Die innere Mündung dieser Vornieren-Canälchen (*Pronephridia*) öffnete sich mit einem Flimmertrichter in die Leibeshöhle; die äussere Mündung hingegen in eine Seitenrinne der Epidermis, eine paarige Längsrinne in der Seitenfläche der äusseren Haut (Fig. 99 *b*). Durch Verschluss

dieser Rinne in der Seitenlinie rechts und links entstand der Vornierengang. Bei allen Cranioten entwickelt sich derselbe sehr frühzeitig in der Hornplatte (Taf. IV, Fig. 4 *u*, 5 *u*); beim *Amphioxus* ist er in einen weiten Raum, die Mantelhöhle oder den „Peribranchial-Raum" verwandelt (Taf. X, Fig. 13 *c*).

In nächster Beziehung zu den Nieren stehen die Geschlechts-Organe der Wirbelthiere. Bei den allermeisten Gliedern dieses Stammes sind sie zu einem einheitlichen Urogenital-System verbunden; nur bei wenigen Gruppen erscheinen Harn- und Geschlechtswerkzeuge getrennt (bei Amphioxus, den Cyclostomen und einigen Abtheilungen der Fisch-Klasse). Beim Menschen, wie bei allen höheren Wirbelthieren, erscheint der Geschlechts-Apparat oder das „Sexual-System" aus verschiedenen Theilen zusammengesetzt, die wir im XXIX. Vortrage betrachten werden. In den niedersten beiden Klassen unseres Stammes aber, bei den Acraniern und Cyclostomen, bestehen sie bloss aus einfachen Geschlechtsdrüsen oder Gonaden, den Eierstöcken (*Ovaria*) des weiblichen Geschlechts, und den Hoden (*Spermaria*) des männlichen Geschlechts; erstere liefern die Eier, letztere das Sperma. Bei den Cranioten finden wir immer nur ein Paar solcher Gonaden; beim *Amphioxus* hingegen zahlreiche Paare, metamerisch geordnet. In gleicher Weise werden sie auch bei unserm hypothetischen *Prospondylus* bestanden haben (Fig. 95, 97 *s*). Diese segmentalen Gonaden-Paare sind die ursprünglichen Ventral-Hälften der Coelom-Taschen.

Die Organe, die wir soeben in unserer allgemeinen Betrachtung des Ur-Wirbelthieres aufgezählt und bezüglich ihrer charakteristischen Lagerung untersucht haben, sind diejenigen Theile des Organismus, welche bei allen Wirbelthieren ohne Ausnahme in denselben gegenseitigen Beziehungen, wenn auch höchst mannichfaltig modificirt, wiederkehren. Wir haben dabei vorzugsweise den Querschnitt des Körpers (Fig. 98, 99) in das Auge gefasst, weil an diesem das eigenthümliche Lagerungs-Verhältniss derselben am deutlichsten in die Augen fällt. Wir müssen jedoch, um unser Urbild zu vervollständigen, nun auch noch die bisher wenig berücksichtigte Gliederung oder Metameren-Bildung desselben hervorheben, die vorzüglich am Längsschnitt (Fig. 95—97) in die Augen fällt. Beim Menschen, wie bei allen entwickelten Wirbelthieren, ist der Körper aus einer Reihe oder Kette von gleichartigen Gliedern zusammengesetzt, welche in der Längsaxe des Körpers hinter einander liegen, den Körper-Segmenten, Folgestücken oder Metameren. Beim Menschen beträgt die Zahl dieser gleich-

artigen Glieder oder Metameren am Rumpfe drei und dreissig, dagegen bei vielen Wirbelthieren (z. B. Schlangen, Aalen) mehrere hundert. Da diese innere Gliederung oder Metamerie sich vorzugsweise an der Wirbelsäule und den diese umgebenden Muskeln ausspricht, nannte man die Gliederabschnitte oder Metameren früher auch wohl Urwirbel. Indessen wird die Gliederung in erster Linie keineswegs durch das Skelet bestimmt und verursacht, sondern vielmehr durch das Muskel-System und durch die segmentale Anordnung der Nieren und Gonaden. Nun wird allerdings die Zusammensetzung aus solchen Urwirbeln oder inneren Metameren gewöhnlich mit Recht als ein hervorstechender Charakter der Wirbelthiere hervorgehoben, und die verschiedenartige Sonderung oder Differenzirung derselben ist für die verschiedenen Gruppen der Wirbelthiere von grösster Bedeutung. Allein für die zunächst vor uns liegende Aufgabe, den einfachen Leib des Urwirbelthieres aus der Chordula abzuleiten, sind die Gliederabschnitte oder Metameren von untergeordneter Bedeutung, und wir brauchen erst später darauf einzugehen.

Wenn wir von allen unwichtigen, weil secundär gebildeten Theilen hier ganz absehen, und vorläufig bloss jene wesentlichen, primären Theile in Betracht ziehen, so vereinfacht sich unsere Aufgabe bedeutend. Sie läuft dann im Wesentlichen auf das Problem hinaus, den soeben geschilderten Organismus des „Urwirbelthieres“ aus der einfachen Keimform der Chordula (Fig. 80—83) abzuleiten, deren Entstehung aus der Coelomula und Gastrula wir bereits kennen. Jener einfachste Vertebraten-Körper ist, wie man gewöhnlich sagt, aus zwei symmetrischen doppelten Röhren zusammengesetzt: aus einer unteren Röhre, welche das Darmrohr umschliesst (der Leibeswand), und aus einer oberen Röhre, welche das Markrohr umschliesst (dem Wirbelkanal). Zwischen Markrohr und Darmrohr liegt der Axenstab oder die Chorda, als wesentlichster Theil des inneren Axen-Skelets, das die Wirbelthiere als solche charakterisirt. Vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf wiederholt sich überall dieselbe charakteristische Lagerung dieser wichtigsten Organe. (Vergl. Taf. IV und V nebst Erklärung, S. 320.) Wir werden also jetzt zu untersuchen haben, wie sich diese Organe aus den vier secundären Keimblättern der Chordula hervorbilden.

Zehnte Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Organe der Provertebraten (der hypothetischen Urwirbelthiere) und deren Entwickelung (Prospondylus).

Vier secundäre Keimblätter.	Synonyme der Keimblätter.	Fundamental-Organe der Urwirbelthiere.
I. **Sinnesblatt** (Hautsinnesblatt). Neuroblast. **Lamina neuralis.** Aeusseres Grenzblatt.	Hautblatt oder Hautschicht (von BAER). Primäres animales Blatt.	1. **Oberhaut (Epidermis)** (Einfache Zellendecke der äusseren Körperfläche). 2. **Nervensystem (Sensorium).** 2. A. Markrohr (Nerven-Centrum). 2. B. Peripheres Nerven-System. 3. **Sinnesorgane (Sensilla).** 3. A. Nasen (Geruchsgruben). 3. B. Augen. 3. C. Gehörbläschen.
II. **Muskelblatt** (Hautfaserblatt). Myoblast. **Lamina parietalis.** Aeusseres Mittelblatt.	Fleischblatt oder Fleischschicht (von BAER). (Grösstentheils verwendet zur Bildung der Episomiten und der Somatopleura.)	4. **Lederhaut. Corium** (Cutis-Platte). 5. **Rumpfmuskelwand (Motorium)** (Metamere Muskelplatten: dorsale und ventrale). 6. **Chorda-Scheide (Perichorda)** (Skelet-Basis).
III. **Gefässblatt** (Darmfaserblatt). Gonoblast. **Lamina visceralis.** Inneres Mittelblatt.	Gefässblatt oder Gefässschicht (von BAER). (Grösstentheils verwendet zur Bildung der Hyposomiten und der Splanchnopleura.)	7. **Vornieren (Pronephridia)!** (Metamere Coelom-Canälchen). 8. **Geschlechtsdrüsen (Gonaden)** (Metamere ventrale Coelomtaschen). 9. **Gefäss-System (Vasorium).** 9. A. Ventral-Herz (venös) und Principal-Vene. 9. B. Dorsale Aorta (Principal-Arterie). 10. **Darmmuskelwand und Gekröse** (Faserwand des Darms, Mesenterium). 10. A. Skelet und Musculatur der Kiemenbögen (Visceral-Skelet). 10. B. Muskelwand des Leberdarms.
IV. **Drüsenblatt.** (Darmdrüsenblatt). Enteroblast. **Lamina enteralis.** Inneres Grenzblatt.	Schleimblatt oder Schleimschicht (von BAER). Primäres vegetales Blatt.	11. **Chorda dorsalis (Notochorda)** (Axenstab), ungegliedert. 12. **Darm-Epithelium (Gastrodermis)** 12. A. Epithel des Kopfdarms oder Kiemendarms. 12. B. Epithel des Rumpfdarms oder Leberdarms.

Zwölfter Vortrag.

Keimschild und Fruchthof.

„Die Eier haben ihre Stammesgeschichte wie die ausgebildeten Formen; die complicirtesten sind die Eier der Säugethiere, da während ihrer Phylogenese zweimal ein Nahrungsdotter erworben wurde, und zweimal wieder verloren ging. Sowie aber einerseits die Menge des Nahrungsdotters einen entscheidenden Einfluss auf die Furchung und die gesammte weitere Entwickelung nimmt, so muss dasselbe anderseits auch von der verschiedenen Vertheilung des Nahrungsdotters gelten.

Carl Rabl.

Keimung der Amnioten. Keim und Dotter. Keimscheibe und Dottersack. Darmrohr und Dotterdrüse. Keimschild oder Embryonal-Anlage. Keimdarmblase der Säugethiere. Fruchthof und Dauerleib. Stammesgeschichte der Dotterbildung.

Inhalt des zwölften Vortrages.

Cenogenetische Keimungs-Eigenheiten der Amnioten. Das classische Vogel-Ei als Quelle vieler Irrthümer. Falscher Gegensatz von Keim und Dotter. Zugehörigkeit des Dotters zur vegetalen Keimhälfte. Dotterkeim und Dotterdrüse der Amphibien. Flache Keimscheibe der Vögel und Reptilien. Abschnürung derselben vom Dottersack. Primäre, secundäre und tertiäre Stufenfolge der Vertebraten-Keimung. Die sogenannte Keimblase der Säugethiere (Keimdarmblase oder Blastocyste). Ihre Entstehung durch abgeänderte Brutpflege. Abstammung der lebendig gebärenden Säugethiere von eierlegenden. Häutung ihrer Epigastrula (Deckschicht). Verwandlung der zweiblättrigen in die vierblättrige Keimscheibe. Heller und dunkler Fruchthof. Keimschild (Embryaspis) oder Rückenschild (Notaspis), Embryonal-Anlage. Verhältniss des Fruchthofs zum Dauerleib (Menosom). Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters in der Wirbelthier-Reihe. Einfluss dieser cenogenetischen Processe auf die Umbildung der Gastrula.

Litteratur:

M. P. Erdl, 1845. *Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Eie* (31 *Kupfertafeln*).

Robert Remak, 1850. *Bildung der Axenplatte. Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere*, § 12.

Alexander Ecker, 1851—1859. *Icones physiologicae. Erläuterungs-Tafeln zur Physiologie und Entwickelungsgeschichte.*

Eduard Van Beneden, 1880. *Recherches sur l'embryologie des Mammifères.* (*Arch. de biologie, Bd. I—V.*)

Paul Sarasin *und* **Fritz Sarasin**, 1887—1890. *Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle* (*Ichthyophis glutinosus*).

Emil Selenka, 1883—1886. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft I—IV.*

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere* (*III. Aufl.* 1890).

Carl Rabl, 1889. *Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters. Morpholog. Jahrb., Bd. XV, S.* 155—175.

XII.

Meine Herren!

Die drei höheren Wirbelthier-Klassen, welche wir als Amnioten oder „Amnionthiere" zusammenfassen, die Säugethiere, Vögel und Reptilien, unterscheiden sich in vielen Beziehungen ihrer Entwickelung sehr auffallend von den fünf niederen Klassen des Stammes, den Amnionlosen (Anamnia oder Ichthyoda). Alle Amnioten zeichnen sich aus durch den Besitz einer eigenthümlichen Keimhülle, des Amnion oder der „Wasserhaut", sowie eines besonderen Keim-Anhanges, der Allantois. Ferner besitzen alle Amnionthiere einen ansehnlichen Dottersack, der bei den Reptilien und Vögeln mit Nahrungsdotter, bei den Säugethieren mit einer klaren, diesem entsprechenden Flüssigkeit gefüllt ist. In Folge dieser cenogenetischen Keim-Bildungen werden die ursprünglichen Entwickelungs-Verhältnisse der Amnioten so eigenthümlich abgeändert, dass es sehr schwer fällt, sie auf die palingenetischen Keimungs-Vorgänge der niederen amnionlosen Wirbelthiere zurückzuführen. Den Weg dahin zeigt uns die Gastraea-Theorie, indem sie die Keimung des niedersten Wirbelthieres, des schädellosen Amphioxus als die ursprüngliche betrachtet, und aus ihr durch eine Reihe von allmählichen Abänderungen die Gastrulation und Coelomation der Schädelthiere oder Cranioten ableitet.

Verhängnissvoll für eine naturgemässe Auffassung der wichtigsten Keimungs-Vorgänge der Vertebraten war besonders der Umstand, dass alle älteren Embryologen, von Malpighi (1687) und Wolff (1759) bis auf Baer (1828) und Remak (1850), immer von der Untersuchung des Hühner-Eies ausgingen, und die hier gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen und die übrigen Wirbelthiere übertrugen. Nun ist aber dieses „classische Haupt-Object der Embryologie", wie wir uns bereits überzeugt haben, eine Quelle der gefährlichsten Irrthümer. Denn der mächtige kugelige Nahrungsdotter des Vogel-Eies bedingt zunächst die flache, scheiben-

förmige Ausbreitung der kleinen Gastrula, und weiterhin eine so eigenthümliche Entwickelung dieser kreisrunden dünnen „Keimscheibe", dass die Kämpfe über deren irrthümliche Deutung einen grossen Theil der embryologischen Litteratur füllen.

Einer der unglücklichsten hieraus entsprungenen Irrthümer war die Auffassung eines ursprünglichen Gegensatzes von Keim und Dotter. Dabei wurde der letztere als ein fremder, ausserhalb des eigentlichen Keimes gelegenen Körper betrachtet, während er in der That doch nur einen Theil desselben, ein „embryonales Ernährungs-Organ" darstellt. Viele Autoren liessen „die erste Spur des Embryo" erst später auftreten, aussen auf dem Dotter; bald wurde die zweiblättrige Keimscheibe selbst, bald nur der mittlere axiale Theil derselben, im Gegensatze zu dem gleich zu besprechenden „Fruchthofe", als „die erste Anlage des Embryo" aufgefasst. Im Lichte der Gastraea-Theorie ist es kaum nöthig, auf das Verfehlte dieser früher herrschenden Anschauung und der gefährlichen sich daraus ergebenden Trugschlüsse hinzuweisen. In der That ist schon die „erste Furchungszelle" oder die Stammzelle der Keim selbst, und Alles, was daraus hervorgeht, gehört zum „Embryo". Wie die voluminöse ursprüngliche Dottermasse im ungefurchten Ei der Vögel nur einen Einschluss der riesig vergrösserten Eizelle selbst darstellt, so ist auch später der Inhalt ihres embryonalen Dottersackes (— gleichviel ob er schon gefurcht oder noch ungefurcht ist —) nur ein Theil des Entoderms, welches den Urdarm bildet. Das zeigen ganz klar die amphiblastischen Eier der Amphibien und Cyclostomen, welche den Uebergang von den archiblastischen dotterlosen Eiern des Amphioxus zu den grossen dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel erläutern.

Gerade bei der kritischen Vergleichung dieser schwierigen Verhältnisse offenbart sich der unschätzbare Werth phylogenetischer Betrachtungen für die Erklärung verwickelter ontogenetischer Thatsachen, und die Nothwendigkeit, die cenogenetischen Erscheinungen von den palingenetischen zu trennen. Für die vergleichende Ontogenie der Wirbelthiere ist dies besonders desshalb klar, weil hier die phylogenetische Einheit des Stammes auf Grund der wohlbekannten Thatsachen der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie von vornherein feststeht. Wäre diese Stammeseinheit, auf der Basis des Amphioxus, stets im Auge behalten worden, so würden sich nicht immer noch jene Irrthümer wiederholen.

Wie die unrichtige Auffassung der Dotterbildung die meisten und besten älteren Beobachter irre geführt hat, so geschieht das

nicht selten auch noch heute. Ein Beispiel aus neuester Zeit liefern die schönen Untersuchungen „Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle (*Ichthyophis glutinosus*)“. Die beiden trefflichen Beobachter PAUL und FRITZ SARASIN gelangen im dritten Hefte dieser Forschungen (1889) zu dem Satze, „dass die beiden Keimschichten der Gastrula nicht dem Ectoderm und Entoderm, sondern dem Blastoderm und Dotter der Vertebraten entsprechen“, und glauben damit „nunmehr das Fundament für eine vergleichende Entwickelungsgeschichte des Thierreichs gelegt“ zu haben, Hiernach „besteht die Gastrula aus zwei Schichten; von denen die innere der Lecithoblast, die äussere das Blastoderm“ ist.

Das Missverständniss der Thatsachen und Begriffe, welches diesen Sätzen zu Grunde liegt, klärt sich auf durch die Erwägung, dass in allen Fällen der Dotter ein Theil der vegetalen Keimhälfte ist. Wie in dem einzelligen Keime (der Stammzelle) der ungefurchte Nahrungsdotter nur eine Inhalts-Portion der vegetalen Eizellen-Hemisphäre ist, so müssen wir auch an dem vielzelligen Keime den gefurchten Nahrungsdotter stets als einen Theil der ventralen Urdarm-Wand betrachten. Der „Dotterkeim“ oder *Lecithoblast* von SARASIN ist nur ein beschränkter Theil des *Entoderms*, und zwar derjenige Theil, welcher sich in der Bauch-Wand des Urdarms aus dessen Mittelstück entwickelt; er ist als „Dotterdrüse“ (*Lecithadenia*) ebenso nur ein untergeordneter drüsiger Bestandtheil des ganzen Darmrohrs, wie später die aus diesen hervorwachsenden Darmdrüsen, Leber, Lunge u. s. w. Hingegen ist der dorsale Keimtheil, welchen SARASIN als „Blastoderm“ jenem ventralen Lecithoblast gegenüberstellt, keineswegs die ursprüngliche (— alle Embryonal-Zellen umfassende! —) Keimhaut, das wahre „*Blastoderm*“, sondern vielmehr der Rest des Entoderms und das ganze Exoderm.

Wie in diesen, so hat auch noch in vielen andern Fällen das cenogenetische Verhältniss des Keimes zum Nahrungsdotter bis auf die neueste Zeit eine ganz irrthümliche Auffassung der ersten und wichtigsten Keimungs-Vorgänge bei den höheren Wirbelthieren bedingt, und eine Menge von falschen Gesichtspunkten in deren Ontogenie eingeführt. Bis vor zwanzig Jahren ging die Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere allgemein von der Ansicht aus, dass die „erste Anlage des Keimes“ eine flache blattförmige Scheibe sei; und gerade desshalb wurden ja auch die Zellenschichten, welche diese Keimscheibe (auch „Fruchthof“ genannt) zusammensetzen, als „Keimblätter“ bezeichnet. Diese flache Keimscheibe (*Blasto-*

discus), die anfangs kreisrund, später länglich-rund ist, und die am gelegten Hühner-Ei oft als Narbe, Hahnentritt oder Cicatricula bezeichnet wird, liegt an einer Stelle aussen auf der Oberfläche des grossen kugeligen Nahrungsdotters auf. Wir haben uns überzeugt, dass dieselbe Nichts Anderes ist, als die scheibenförmig abgeflachte Gastrula der Vögel (*Discogastrula*). Im Beginne der Keimung wölbt die flache Keimscheibe sich nach aussen und schnürt sich nach innen von der darunter gelegenen grossen Dotterkugel ab. Die flachen Blätter werden dadurch zu Röhren, indem ihre Ränder sich gegen einander krümmen und verwachsen (Fig. 100). Während der Keim auf Kosten des Nahrungsdotters wächst, wird der letztere immer kleiner; er wird von den Keimblättern völlig umwachsen. Späterhin bildet der Rest des Nahrungsdotters nur noch einen kleinen kugeligen Sack, den Dottersack oder die Nabelblase (*Saccus vitellinus* oder *Vesicula umbilicalis*, Fig. 100 *nb*). Dieser ist vom Darmblatt umschlossen, hängt durch einen dünnen Stiel, den Dottergang (*Ductus vitellinus*) mit dem mittleren Theile des Darmrohres zusammen, und wird schliesslich bei den meisten Wirbelthieren vollständig in letzteres aufgenommen (*H*). Die Stelle, an welcher dies geschieht und wo der Darm sich zuletzt schliesst, ist der Darmnabel. Bei den Säugethieren, wo der Rest des Dottersackes ausserhalb liegen bleibt und verkümmert, durchbohrt der Dottergang bis zuletzt die äussere Bauchwand. Bei der Geburt reisst der „Nabelstrang" hier ab und die Verschlussstelle bleibt als „Hautnabel" in der äusseren Haut zeitlebens bestehen.

Indem nun die frühere Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere, vorzugsweise auf das Hühnchen gestützt, den Gegensatz zwischen Keim (oder Bildungsdotter) und Nahrungsdotter (oder Dottersack) als einen ursprünglichen betrachtete, musste sie auch die flache, blattförmige Anlage der Keimscheibe als die ursprüngliche Keimform ansehen, und das Hauptgewicht darauf legen, dass aus diesen flachen Keimblättern durch Krümmung hohle Rinnen und durch Verwachsung ihrer Ränder geschlossene Röhren würden.

Diese Auffassung, welche die ganze Darstellung der Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere bis vor zwanzig Jahren beherrschte, war grundfalsch. Denn die Gastraea-Theorie, die hier ihre volle Bedeutung entfaltet, belehrt uns, dass das wahre Sachverhältniss ursprünglich gerade umgekehrt ist. Die becherförmige Gastrula, in deren Körperwand die beiden primären Keimblätter

von Anfang an als geschlossene Röhren auftreten, ist die ursprüngliche Keimform der sämmtlichen Wirbelthiere, wie der sämmtlichen wirbellosen Metazoen; und die flache Keimscheibe mit ihren oberflächlich ausgebreiteten Keimblättern ist eine spätere, secundäre Keimform, entstanden durch die cenogenetische Aus-

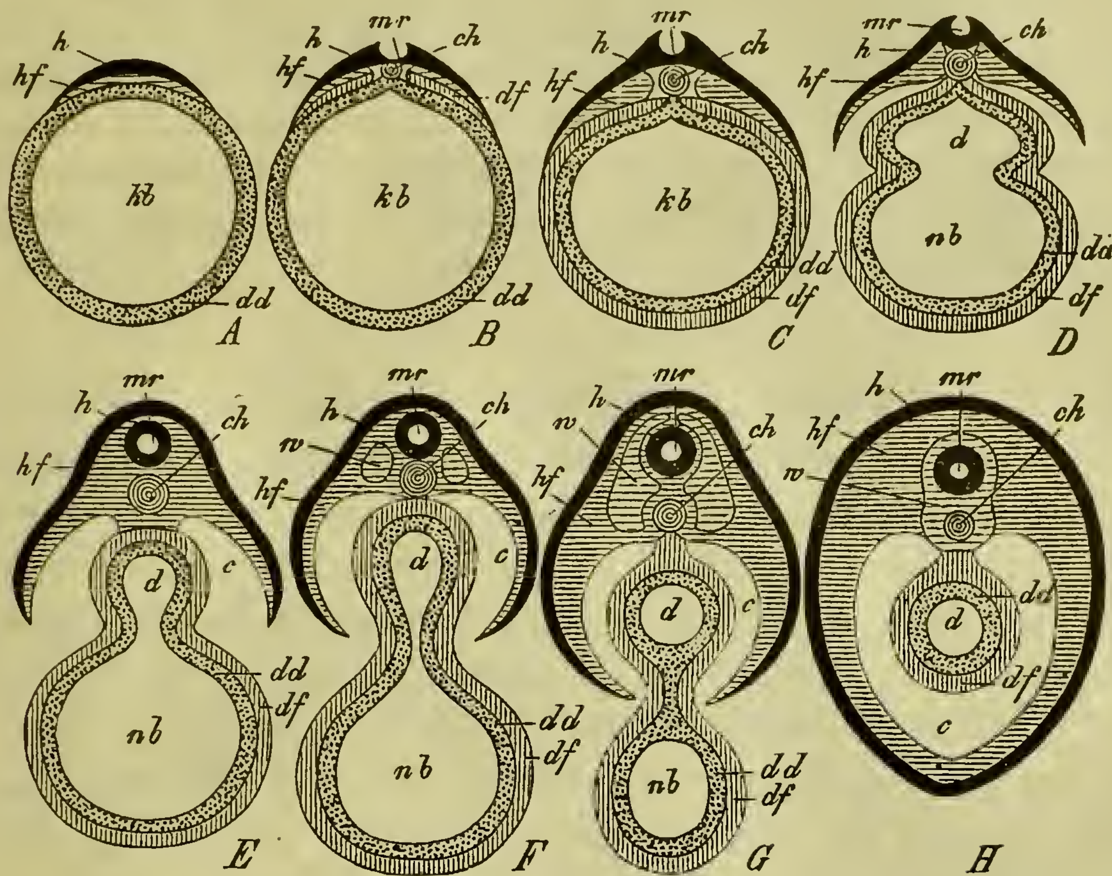


Fig. 100. **Abschnürung des scheibenförmigen Säugethier-Keims vom Dottersack, im Querschnitt** (schematisch). *A.* Die Keimscheibe (*h*, *hf*) liegt flach an einer Seite der Keimdarmblase (*kb*). *B.* In der Mitte der Keimscheibe tritt die Markfurche (*mr*) und darunter die Chorda auf (*ch*). *C.* Das Darmfaserblatt (*df*) hat das Darmdrüsenblatt (*dd*) rings umwachsen. *D.* Hautfaserblatt (*hf*) und Darmfaserblatt (*df*) trennen sich in der Peripherie; der Darm (*d*) beginnt sich von dem Dottersack oder der Nabelblase (*nb*) abzuschnüren. *E.* Das Markrohr (*mr*) ist geschlossen; die Leibeshöhle (*c*) beginnt sich zu bilden. *F.* Die Urwirbel (*w*) sondern sich; der Darm (*d*) ist fast ganz geschlossen. *G.* Die Urwirbel (*w*) beginnen Markrohr (*mr*) und Chorda (*ch*) zu umwachsen; der Darm (*d*) ist von der Nabelblase (*nb*) abgeschnürt. *H.* Die Wirbel (*w*) haben Markrohr (*mr*) und Chorda umwachsen; die Leibeshöhle (*c*) ist geschlossen, die Nabelblase verschwunden. Amnion und seröse Hülle sind weggelassen.

Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *h* Hornplatte. *mr* Markrohr. *hf* Hautfaserblatt. *w* Urwirbel. *ch* Chorda. *c* Leibeshöhle oder Coelom. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *d* Darmhöhle. *nb* Nabelblase.

bildung des grossen Nahrungsdotters, und die nachträgliche allmähliche Ausbreitung der Keimblätter auf seiner Oberfläche. Die thatsächlich eintretende Krümmung dieser Keimblätter und ihre Verwachsung zu Röhren ist demnach kein ursprünglicher, primärer, sondern ein viel späterer, tertiärer Entwickelungs-Vorgang. In der Phylogenie der Wirbelthier-Keimung würden somit folgende drei historische Stufen der Keimes-Entwickelung zu unterscheiden sein:

A. Erste Stufe: **Primärer** (palingenetischer) Vorgang der Keimbildung.	B. Zweite Stufe: **Secundärer** (cenogenetischer) Vorgang der Keimbildung.	C. Dritte Stufe: **Tertiärer** (cenogenetischer) Vorgang der Keimbildung.
Die Keimblätter bilden von Anfang an geschlossene Röhren, indem die einblättrige Hohlkugel (Blastula) durch Einstülpung in die zweiblättrige Gastrula verwandelt ist. Kein Nahrungsdotter. (*Amphioxus.*)	Die Keimblätter breiten sich blattförmig aus, indem sich im ventralen Entoderm Nahrungsdotter anhäuft und aus der Mitte des Darmrohres ein grosser Dottersack entwickelt. (*Amphibien.*)	Die Keimblätter bilden eine flache Keimscheibe, deren Ränder sich gegen einander krümmen, zu einer geschlossenen Röhre verwachsen und vom ventralen Dottersack abschnüren. (*Amnioten.*)

Da diese Auffassung, eine logische Folgerung der Gastraea-Theorie, durch die vergleichenden Untersuchungen der Gastrulation im letzten Decennium vollauf bestätigt worden ist, muss der bisher übliche Gang der Darstellung gerade umgekehrt werden. Der Dottersack ist dann nicht, wie bisher, in ursprünglichem Gegensatze zum Keime oder Embryo zu behandeln, sondern als ein wesentlicher Bestandtheil desselben, als ein Theil seines Darmrohres. Der Urdarm (*Progaster*) der Gastrula hat sich demnach bei den höheren Thieren in Folge der cenogenetischen Ausbildung des Nahrungsdotters in zwei verschiedene Theile gesondert: in den Dauerdarm oder Nachdarm (*Metagaster*) oder den sogenannten „bleibenden Darmcanal“ und in den Dottersack (*Lecithoma*) oder die sogenannte „Nabelblase“. Sehr klar wird das durch die vergleichende Ontogenie der Fische und Amphibien bewiesen. Denn hier unterliegt anfänglich noch der ganze Dotter der Furchung und bildet in der Ventral-Wand des Urdarms eine aus „Dotterzellen“ zusammengesetzte „Dotterdrüse“. Später wird er aber so gross, dass ein Theil des Dotters ungefurcht bleibt und in dem ausserhalb abgeschnürten Dottersack aufgezehrt wird.

Wenn wir die Keimesgeschichte des Amphioxus, des Frosches, des Hühnchens und des Kaninchens vergleichend studiren (Taf. II, III), so kann nach meiner Ueberzeugung über die Berechtigung dieser, seit 20 Jahren von mir vertretenen Auffassung kein Zweifel mehr sein. Demnach werden wir im Lichte der Gastraea-Theorie unter allen Wirbelthieren einzig und allein die Bildungs-Verhältnisse des Amphioxus als die ursprünglichen, von der palingenetischen Keimungsform nur wenig abweichenden zu betrachten haben. Bei den Cyclostomen und beim Frosche sind diese

Verhältnisse im Ganzen noch mässig cenogenetisch abgeändert, sehr stark dagegen beim Hühnchen und am stärksten beim Kaninchen. In der Glocken-Gastrula des Amphioxus, wie in der Hauben-Gastrula des Petromyzon und des Frosches liegen die Keimblätter von Anfang an als geschlossene Röhren oder Blasen vor (Taf. II, Fig. 6, 11). Hingegen tritt der Keim des Hühnchens (am frisch gelegten, noch nicht bebrüteten Ei) als flache kreisrunde Scheibe auf, und es war nicht leicht, die wahre Gastrula-Natur dieser Keimscheibe zu erkennen; Rauber und Goette haben diese schwierige Aufgabe zuerst gelöst. Indem die Scheiben-Gastrula den colossalen kugeligen Dotter umwächst, und indem sich dann der „Nachdarm" oder bleibende Darm von dem aussen befindlichen Dottersack abschnürt, begegnen wir allen den Vorgängen, die wir in Fig. 100 schematisch dargestellt haben; Vorgänge, welche bisher als Hauptacte betrachtet wurden, während sie eigentlich nur Nebenacte sind.

Höchst verwickelt und eigenthümlich gestalten sich die entsprechenden Vorgänge der Keimung bei den Säugethieren. Sie sind hier früher ganz unrichtig beurtheilt worden; erst die 1875 veröffentlichten Untersuchungen von Eduard van Beneden [69]), und die nachfolgenden Beobachtungen von Selenka, Kupffer, Rabl u. A. haben darüber Licht verbreitet, und uns gestattet, dieselben mit den Principien der Gastraea-Theorie in Einklang zu bringen und auf die Keimung der niederen Wirbelthiere zurückzuführen. Obgleich nämlich im Ei der Säugethiere gar kein selbstständiger, vom Bildungsdotter getrennter Nahrungsdotter existirt, und obgleich demgemäss ihre Furchung eine totale ist, so bildet sich dennoch bei den daraus entstehenden Embryonen ein grosser „Dottersack" (*Lecithoma*), und der sogenannte „eigentliche Keim" breitet sich auf dessen Oberfläche blattförmig aus, wie bei den Reptilien und Vögeln, die einen grossen Nahrungsdotter und partielle Furchung besitzen. Wie bei den letzteren, schnürt sich auch bei den Säugethieren die flache, blattförmige „Keimscheibe" (*Blastodiscus*) vom Dottersacke ab, ihre Ränder krümmen sich gegen einander und verwachsen zu Röhren.

Wie ist nun dieser auffallende Widerspruch zu erklären? Nur durch höchst eigenthümliche und sonderbare, cenogenetische Modificationen der Keimung, deren eigentliche Ursachen in der abgeänderten Brutpflege der Säugethiere liegen. Offenbar hängen dieselben damit zusammen, dass die Vorfahren der lebendig gebärenden Säugethiere eierlegende Amnionthiere waren und erst allmählich die Sitte des Lebendig-Gebärens annahmen. Darüber

kann kein Zweifel mehr sein, seitdem (1884) nachgewiesen wurde, dass selbst heute noch die Monotremen, die niedersten und ältesten Säugethiere, Eier legen (vergl. S. 206). Ihre nächsten Nachkommen, die Beutelthiere, gewöhnten sich daran, die Eier bei sich zu behalten und in ihrem Eileiter auszubilden; dieser wurde dadurch zum Fruchtbehälter (Uterus). Eine ernährende Flüssigkeit, welche von der Wand des letzteren abgeschieden wurde und durch die Wand der Keimblase durchschwitzte, diente nunmehr zur Ernährung des Keimes und verdrängte den Nahrungsdotter, an dessen Stelle sie trat. So wurde der ursprüngliche Nahrungsdotter der meroblastischen Monotremen allmählich rückgebildet und verschwand zuletzt so vollständig, dass die partielle Eifurchung bei ihren Nachkommen, den übrigen Säugethieren, wieder in die totale überging. Aus der *Discogastrula* der ersteren wurde die eigenthümliche *Epigastrula* der letzteren.

Nur durch diese phylogenetische Auffassung wird die Bildung und Entwickelung der eigenthümlichen, früher ganz irrig gedeuteten Keimblase der Säugethiere verständlich. Dieser blasen-

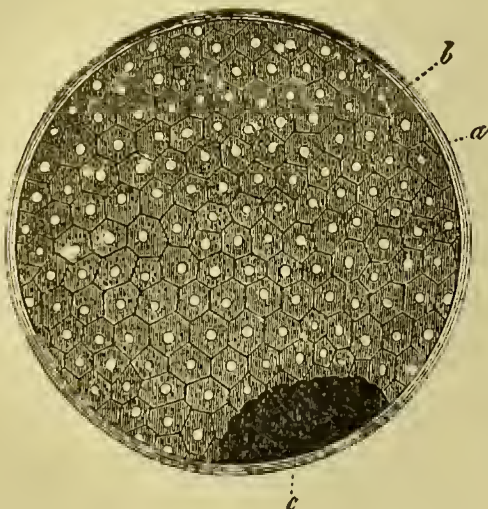


Fig. 101.

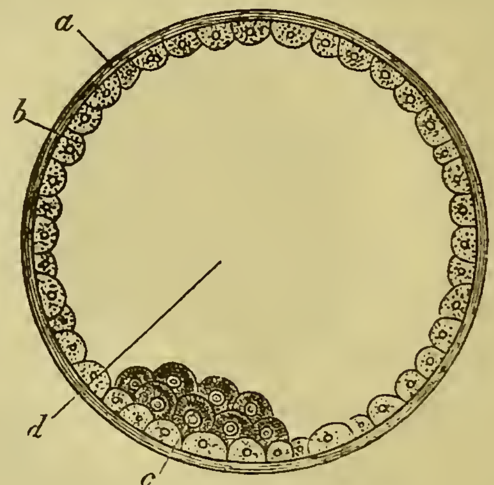


Fig. 102.

Fig. 101. **Die Keimdarmblase** (*Blastocystis* oder *Gastrocystis*) vom Kaninchen (sogenannte „Keimblase“ oder *Vesicula blastodermica* der Autoren) *a* Aeussere Eihülle (*Ovolemma*). *b* Hautblatt oder Exoderm, die gesammte Wand der Keimdotterblase bildend *c* Haufen von dunkeln Zellen, das Darmblatt oder Entoderm darstellend.

Fig. 102. **Dieselbe Keimdarmblase** im Durchschnitt. Buchstaben wie in Fig. 101. *d* Hohlraum der Keimdarmblase. Nach Bischoff.

förmige Zustand des Säugethierkeims ist schon vor 200 Jahren (1677) von Regner de Graaf entdeckt worden. Derselbe fand im Fruchtbehälter des Kaninchens vier Tage nach der Befruchtung kleine, kugelige, frei liegende, wasserhelle Bläschen, die eine doppelte Hülle hatten. Aber Graaf's Darstellung fand keine Anerkennung. Erst im Jahre 1827 wurden diese Bläschen von Baer wieder ent-

deckt und darauf von BISCHOFF 1842 beim Kaninchen genauer beschrieben (Fig. 101, 102). Man findet sie beim Kaninchen, beim Hunde und anderen kleinen Säugethieren schon wenige Tage nach der Begattung im Fruchtbehälter (Uterus oder Gebärmutter). Es werden nämlich die reifen Eier der Säugethiere, nachdem sie aus dem Eierstock ausgetreten sind, entweder schon hier oder gleich darauf im Eileiter durch die eingedrungenen, beweglichen Spermazellen befruchtet [92]). (Ueber Fruchtbehälter und Eileiter vergl. den XXIX. Vortrag.) Innerhalb des Eileiters geschieht die Furchung und die Ausbildung der Gastrula. Entweder schon hier im Eileiter, oder erst nachdem die Gastrula des Säugethieres in den Fruchtbehälter eingetreten ist, verwandelt sie sich in die kugelige Blase, welche Fig. 101 von der Oberfläche, Fig. 102 im Durchschnitt zeigt. Die äussere dicke, structurlose Hülle, welche dieselbe umgiebt, ist die veränderte ursprüngliche Eihülle (*Ovolemma* oder *Zona pellucida*), verbunden mit einer Eiweissschicht, welche sich äusserlich angelagert hat. Wir nennen diese Hülle von jetzt an die ä u s s e r e E i h a u t, das primäre *Chorion* oder P r o c h o r i o n (*a*). Die davon umschlossene eigentliche Wand der Blase besteht aus einer einfachen Schicht von Exoderm-Zellen (*b*), welche durch gegenseitigen Druck abgeplattet, meist sechseckig sind; durch ihr feinkörniges Protoplasma schimmert ein heller Kern hindurch (Fig. 103). An einer Stelle (*c*) dieser Hohlkugel liegt innen eine kreisrunde Scheibe an, aus dunkleren und weicheren, mehr rundlichen Zellen gebildet, den trübkörnigen Entoderm-Zellen (Fig. 104).

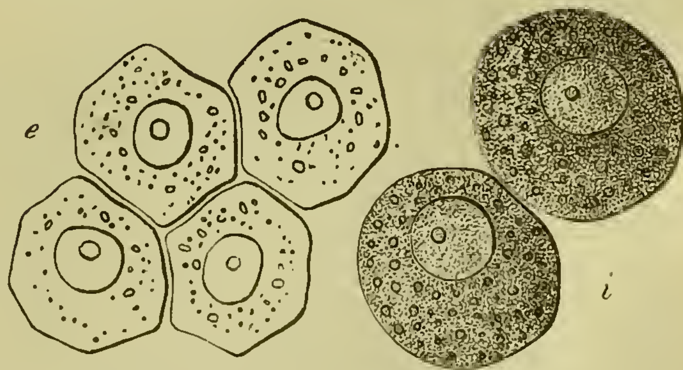


Fig. 103. Fig. 104.

Fig. 103. **Vier Exoderm-Zellen von der Keimdarmblase des Kaninchens.**

Fig. 104. **Zwei Entoderm-Zellen von der Keimdarmblase des Kaninchens.**

Die charakteristische Keimform, welche das entstehende Säugethier jetzt besitzt, ist bisher gewöhnlich als „K e i m b l a s e" (BISCHOFF), „sackförmiger Keim" (BAER), „bläschenförmige Frucht" oder „Keimhautblase" bezeichnet worden (*Vesicula blastodermica* oder kurz *Blastosphaera*). Die Wand der Hohlkugel, welche aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht, nannte man „K e i m h a u t" oder *Blastoderma*, und hielt sie für gleichbedeutend mit der gleichnamigen

Zellenschicht, welche die Wand der echten Keimhautblase oder *Blastula* beim Amphioxus (Taf. II, Fig. 4) und bei sehr vielen wirbellosen Thieren bildet (z. B. bei Monoxenia, Fig. 29, *F*, *G*). Allgemein galt früher diese echte Keimhautblase für gleichwerthig oder homolog der Keimblase der Säugethiere. Das ist aber durchaus nicht der Fall! Die sogenannte „Keimblase der Säugethiere“ und die echte Keimhautblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen sind gänzlich verschiedene Keimzustände. Die letztere (*Blastula*) ist palingenetisch und geht der Gastrulabildung voraus! Die erstere (*Vesicula blastodermica*) hingegen ist cenogenetisch und folgt der Gastrulabildung nach! Die kugelige Wand der Blastula ist eine echte Keimhaut (*Blastoderma*) und besteht aus lauter gleichartigen Zellen (Blastoderm-Zellen); sie ist noch nicht in die beiden primären Keimblätter differenzirt. Die kugelige Wand der Säugethier-„Keimblase“ ist hingegen das differenzirte Hautblatt (*Exoderma*), und an einer Stelle liegt demselben innen eine kreisrunde Scheibe von ganz verschiedenen Zellen an: das Darmblatt (*Entoderma*). Der kugelige, mit klarer Flüssigkeit gefüllte Hohlraum im Innern der echten Blastula ist die Furchungshöhle. Hingegen der ähnliche Hohlraum im Inneren der Säugethier-Keimblase ist die Dottersackhöhle, die mit der sich bildenden Darmhöhle zusammenhängt. Diese „Urdarmhöhle“ geht bei den Säugethieren unmittelbar in die Furchungshöhle über, in Folge der eigenthümlichen cenogenetischen Abänderungen ihrer Gastulation, welche wir früher betrachtet haben (vergl. den IX. Vortrag, S. 209).

Aus allen diesen Gründen ist es durchaus nothwendig, die secundäre „Keimdarmblase“ der Säugethiere (*Gastrocystis* oder *Blastocystis*) als einen eigenthümlichen, nur dieser Thierklasse zukommenden Keimzustand anzuerkennen und von der primären „Keimhautblase“ (*Blastula*) des Amphioxus und der Wirbellosen scharf zu unterscheiden. Die Wand dieser „Keimdarmblase“ der Säugethiere besteht aus zwei verschiedenen Theilen. Der weitaus grössere Theil ist einschichtig, bloss aus dem Exoderm gebildet. Den kleineren Theil, nämlich die kreisrunde Scheibe, welche aus beiden primären Keimblättern gebildet ist, kann man mit VAN BENEDEN Keimdarmscheibe (*Gastrodiscus*) nennen. Bei vielen Säugethieren stellt sich schon frühzeitig eine Art Häutung der Epigastrula ein. Das primäre Exoderm ist theilweise vergänglich (eine vorübergehende „Umhüllungshaut“ oder „RAUBER’sche Deck-

schicht“), und wird ersetzt durch ein secundäres Exoderm, welches vom Rande der Keimdarmscheibe aus sich entwickelt.

Der kleine, kreisrunde, weissliche und trübe Fleck, den diese „Keimdarmscheibe“ an einer Stelle der Oberfläche der hellen und durchsichtigen, kugeligen „Keimdarmblase“ bildet, ist den Naturforschern schon seit langer Zeit bekannt und mit der „Keimscheibe“ der Vögel und Reptilien verglichen worden. Bald ist sie demnach geradezu „Keimscheibe“ (*Discus blastodermicus*) genannt worden, bald Embryonalfleck, („*Tache embryonnaire*“), gewöhnlich Fruchthof (*Area germinativa*). Von diesem Fruchthofe geht die weitere Entwickelung des Keimes zunächst aus. Hingegen wird der grössere Theil der Keimdarmblase der Säugethiere nicht zur Bildung des späteren Körpers direct verwendet, sondern zur Bildung der vorübergehenden „Nabelblase“. Von dieser schnürt sich der Embryo-Körper um so mehr ab, je mehr er auf ihre Kosten wächst und sich ausbildet; beide bleiben nur noch durch den Dottergang (den Stiel des Dottersackes) verbunden; und dieser unterhält die unmittelbare Communication zwischen der Höhle der Nabelblase und der sich bildenden Darmhöhle (Fig. 100).

Der Fruchthof oder die Keimdarm-Scheibe der Säugethiere besteht anfänglich (gleich der Keimscheibe der Vögel und Reptilien) bloss aus den beiden primären Keimblättern, Exoderm und Entoderm. Sehr bald aber tritt in der Mitte der kreisrunden Scheibe zwischen beiden eine dritte Zellenschicht auf, die Anlage des Mittelblattes oder Faserblattes (*Mesoderma*). Dieses „mittlere Keimblatt“ besteht, wie wir im X. Vortrage gezeigt haben, von Anfang an aus zwei getrennten epithelialen Lamellen, aus den beiden Blättern der Coelom-Taschen (parietalem und visceralem, vergl. S. 241). Nur sind diese beiden dünnen Mittelblätter bei allen Amnioten (in Folge der mächtigen Dotterbildung) so fest aufeinander gepresst, dass sie ein scheinbar einaches Mittelblatt vorspiegeln. Eigentlich ist also bei allen Amnioten die Mitte des Fruchthofs bereits aus vier Keimblättern zusammengesetzt, aus den beiden Grenzblättern (oder primären Keimblättern) und den dazwischen liegenden beiden Mittelblättern (Fig. 93, 94). Diese vier secundären Keimblätter sind deutlich zu unterscheiden, sobald am hinteren Rande des Fruchthofs die sogenannte Sichelrinne (oder „Keimsichel“) sichtbar wird. In der Peripherie besteht der Fruchthof der Säugethiere nur aus zwei Keimblättern; die übrige Wand der Keimdarmblase besteht anfänglich bloss aus einem einzigen, dem äusseren Keimblatte.

Nunmehr wird aber die ganze Wand der Keimdarmblase doppelschichtig. Während nämlich die Mitte des Fruchthofes sich durch die Zellenwucherung der Mittelblätter mächtig verdickt, breitet sich gleichzeitig das innere Keimblatt aus und wächst allseitig am Rande der Scheibe weiter. Ueberall eng an dem äusseren Keimblatte anliegend, wächst es an dessen innerer Fläche allenthalben herum, überzieht zuerst die obere, dann die untere Halbkugel der Innenfläche und kommt endlich in der Mitte der letzteren unten zum Verschluss (vergl. Fig. 105—109). Die Wand der Keimdarmblase besteht demnach jetzt überall aus zwei Zellenschichten: Exoderm aussen, Entodem innen. Nur in der Mitte des kreisrunden Fruchthofes, welcher durch Wucherung der Mittelblätter immer dicker wird, besteht dieselbe aus allen vier Keimblättern. Gleichzeitig lagern sich auf der Oberfläche der äusseren Eihaut, des Ovolemma oder Prochorion, welches sich von der Keimdarmblase abgehoben hat, kleine structurlose Zotten oder Wärzchen ab (Fig. 107—109 *a*).

Wir können nun zunächst sowohl die äussere Eihaut als auch den grössten Theil der Keimblase ausser Acht lassen und wollen unsere ganze Aufmerksamkeit dem Fruchthofe und der vierblättrigen Keimscheibe zuwenden. Denn in dieser allein treten zunächst die wichtigsten Veränderungen auf, welche die Sonderung der ersten Organe zur Folge haben. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob wir den Fruchthof des Säugethieres (z. B. des Kaninchens) oder die Keimscheibe eines Vogels oder eines Reptils (z. B. Eidechse oder Schildkröte) untersuchen. Denn bei allen Gliedern der drei höheren Wirbelthierklassen, die wir als Amnioten zusammenfassen, sind die zunächst auftretenden Keimungs-Vorgänge im Wesentlichen ganz gleich. Der Mensch verhält sich darin nicht anders, als das Kaninchen, der Hund, das Rind u. s. w.; und bei allen diesen Säugethieren erleidet der Fruchthof im Wesentlichen dieselben Veränderungen, wie bei den Vögeln und Reptilien. Bei weitem am häufigsten und am genauesten sind dieselben beim Hühnchen verfolgt, weil wir uns bebrütete Hühner-Eier aus jeder Altersstufe und jederzeit in beliebiger Menge verschaffen können. Auch die kreisrunde Keimscheibe des Hühnchens geht unmittelbar nach Beginn der Bebrütung (innerhalb weniger Stunden) aus dem zweiblättrigen Zustand in den vierblättrigen über, indem sich von der Primitivrinne aus zwischen Exoderm und Entoderm das zweiblättrige Mesoderm entwickelt (Fig. 89—92).



Fig. 105.

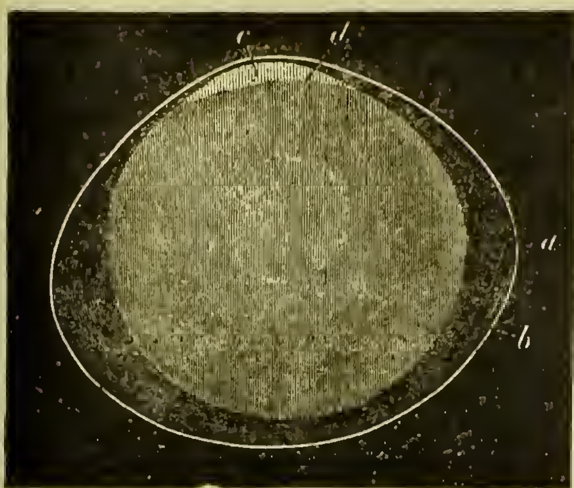


Fig. 106.

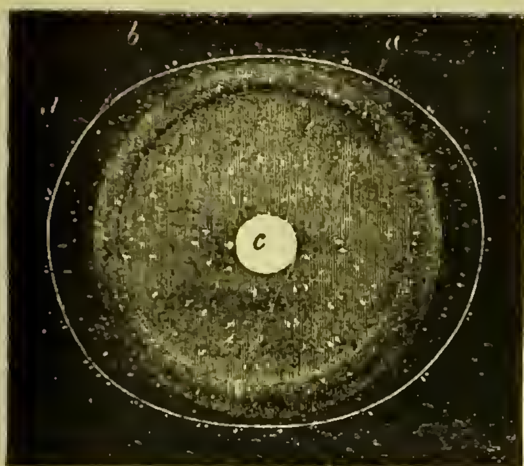


Fig. 107.

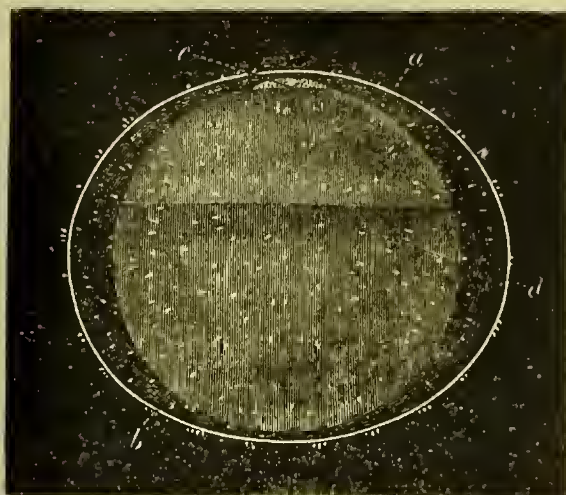


Fig. 108.



Fig. 109.

Fig. 105. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 4 Millimeter Durchmesser. Die Keimdarmblase (*b*) hat sich etwas von der glatten äusseren Eihülle oder dem Ovolemma (*a*) zurückgezogen. In der Mitte der Keimhaut ist die kreisrunde Keimscheibe (Blastodiscus, *c*) sichtbar, an deren Rande (bei *d*) sich die innere Schicht der Keimblase bereits auszubreiten beginnt. (Fig. 105—109 nach Bischoff.)

Fig. 106. **Dasselbe Kaninchen-Ei**, von der Seite gesehen (im Profil). Buchstaben wie bei Fig. 105.

Fig. 107. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 6 Mm Durchmesser. Die Keimhaut ist bereits in grosser Ausdehnung doppelschichtig (*b*). Die äussere Eihülle (*Ovolemma*) wird zottig oder warzig (*a*).

Fig. 108. **Dasselbe Kaninchen-Ei**, von der Seite gesehen (im Profil). Buchstaben wie bei Fig 107.

Fig. 109. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 8 Mm. Durchmesser. Die Keimhautblase ist bereits fast ganz doppelschichtig (*k*), nur unten (bei *d*) noch einschichtig.

Die erste Veränderung der kreisrunden Keimscheibe des Hühnchens besteht nun darin, dass die Zellen an ihrem Randtheile ringsum sich rascher vermehren und in ihrem Protoplasma sich dunklere Körnchen ansammeln. Dadurch entsteht ein dunklerer Ring, der sich mehr oder weniger scharf von der helleren Mitte der Keimscheibe absetzt (Fig. 110). Letztere bezeichnen wir von jetzt an als hellen Fruchthof (*Area pellucida*), den dunkleren Ring als dunkeln Fruchthof (*Area opaca*). (Bei auffallendem Licht, wie in Fig. 110—112, erscheint umgekehrt der helle Fruchthof



Fig. 110.



Fig. 111.

Fig. 110. **Kreisrunder Fruchthof des Kaninchens,** gesondert in den centralen hellen Fruchthof (*Area pellucida*) und den peripherischen dunklen Fruchthof (*Area opaca*). Wegen des durchschimmernden dunklen Grundes erscheint der helle Fruchthof dunkler.

Fig. 111. **Ovaler Fruchthof,** aussen der trübe weissliche Saum des dunklen Fruchthofs.

dunkel, weil der dunkle Grund mehr durchschimmert; dagegen erscheint der dunkle Fruchthof mehr weisslich.) Die kreisrunde Gestalt des Fruchthofes geht nunmehr in eine elliptische und gleich darauf in eine ovale über (Fig. 111, 112). Das eine Ende erscheint breiter und mehr stumpf abgerundet, das andere schmaler und mehr spitz; ersteres entspricht dem vorderen, letzteres dem hinteren Theile des späteren Körpers. Damit ist schon die charakteristische, zweiseitige oder bilaterale Grundform des Körpers angedeutet, der Gegensatz von Vorn und Hinten, von Rechts und Links. Deutlicher wird dieselbe bald durch den medianen Primitivstreif, der am hinteren Ende auftritt.

Frühzeitig erscheint in der Mitte des hellen Fruchthofes ein trüber Fleck, der ebenfalls aus der kreisrunden Form bald in die länglich-runde oder ovale Gestalt übergeht. Anfangs ist diese

schildförmige Trübung nur sehr zart, kaum bemerkbar; bald aber grenzt sie sich deutlicher ab und tritt nunmehr als ein länglichrunder oder ovaler Schild vor, von zwei Ringen oder Höfen umgeben (Fig. 112). Der innere hellere Ring ist der Rest des hellen Fruchthofes, der äussere dunklere Ring ist der dunkle Fruchthof; der trübe schildförmige Fleck selbst aber ist die erste Anlage der Rückentheile des Embryo. Wir bezeichnen ihn kurz als Keimschild (*Embryaspis*) oder Rückenschild (*Notaspis*) [94]. REMAK hat ihn „Doppelschild" genannt, weil er durch eine schildförmige Verdickung des äusseren und des mittleren Keimblattes entsteht. In den meisten Schriften wird dieser Keimschild als „die erste Keimanlage oder Embryonal-Anlage", als „Urkeim" oder „die erste Spur des Embryo" beschrieben. Aber diese Bezeichnung, die sich auf die Autoritäten von BAER und BISCHOFF stützt, ist irrthümch. Denn in Wahrheit besteht ja der Keim oder Embryo schon in der Stammzelle, in der Gastrula und in allen folgenden Keimzuständen. Hingegen ist der Keimschild bloss die erste Anlage der am frühesten sich besonders ausprägenden Rückentheile.

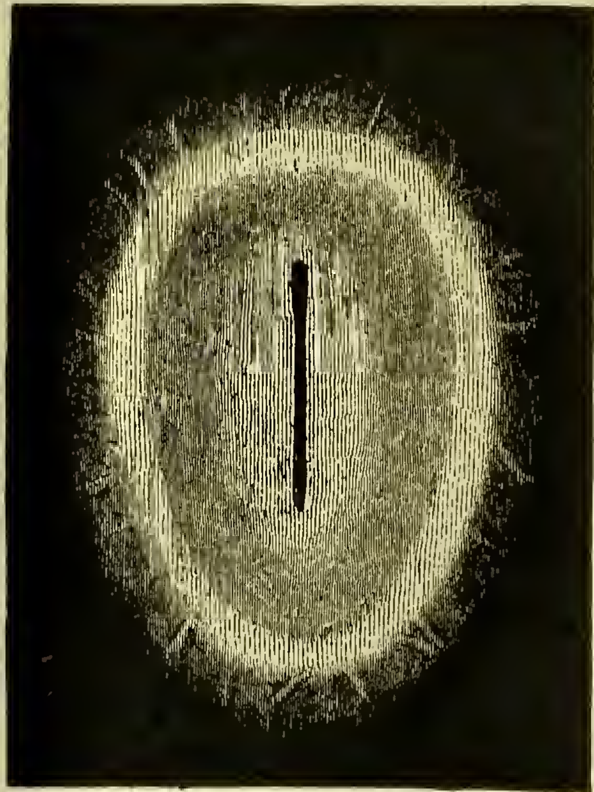


Fig. 112. **Ovale Keimscheibe des Kaninchens**, ungefähr 10mal vergröss. Da die zarte, halb durchscheinende Keimscheibe auf schwarzem Grunde liegt, so erscheint der helle Fruchthof als ein dunklerer Ring, hingegen der (nach aussen davon gelegene) dunkle Fruchthof als ein weisser Ring. Weisslich erscheint auch der in der Mitte gelegene ovale Keimschild, in dessen Axe die dunkle Markfurche sichtbar ist. (Nach BISCHOFF.)

Da die alten Bezeichnungen „Embryonal-Anlage und Fruchthof" in vielfach verschiedenem Sinne gebraucht werden und dadurch eine verhängnissvolle Verwirrung in der ontogenetischen Litteratur entstanden ist, müssen wir hier ausdrücklich die eigentliche Bedeutung dieser wichtigen Keimtheile bei den Amnioten erläutern. Schon vor vierzig Jahren hat REMAK (§ 12) darauf hingewiesen, dass es ganz falsch ist, den Keimschild oder „BAERschen Schild" als den „zukünftigen Embryo" oder „die erste Spur des Embryo" zu bezeichnen. Denn schon die primären Keim-

blätter bilden die wahre „Embryonal-Anlage". Trotzdem hat sich jene ältere eigenthümliche Bezeichnung, Dank der grossen Autorität von Baer und Bischoff, vielfach bis in die neueste Zeit erhalten. So sagt z. B. Kölliker, einer der angesehensten und einflussreichsten Embryologen, noch in der neuesten Auflage seiner „Entwickelungsgeschichte des Menschen" (1884, S. 29, 88): „In der Mitte des hellen Fruchthofes (vom Hühnchen) treten erst später die ersten Spuren des Embryo auf"; und in der Keimblase des Kaninchens „erscheint da, wo dieselbe dreiblätterig ist, ein weisser, runder, undurchsichtiger Fleck, der Embryonalfleck (*Area embryonalis*), der nichts Anderes ist, als die erste Anlage des Embryo". Die Missverständnisse, die sich an diese und ähnliche Auffassungen knüpfen, haben viele und schwere Irrthümer in der Deutung der embryonalen Bildungs-Verhältnisse herbeigeführt. Diesen gegenüber muss ich ausdrücklich folgende Sätze hervorheben: 1. die sogenannte „erste Spur des Embryo" der Amnioten, oder der Keimschild (*Embryaspis*), in der Mitte des hellen Fruchthofs, beruht nur auf frühzeitiger Sonderung und Ausbildung der mittleren Rückentheile; 2. daher ist die passendste Bezeichnung für dieselbe der Ausdruck Rückenschild (*Notaspis*), den ich schon vor langer Zeit dafür vorgeschlagen habe; 3. der Fruchthof (*Area germinativa* oder *Area embryonalis*), in dem frühzeitig die ersten embryonalen Blutgefässe auftreten, steht nicht als äusserer „Hof" im Gegensatz zu dem „eigentlichen Embryo", sondern er ist ein Theil desselben; 4. ebenso ist auch der Dottersack oder die Nabelblase (der „Rest der Keimblase") kein fremder äusserer Anhang des Embryo, sondern ein äusserlich gelegener Theil seines Urdarms, eine embryonale „Darmdrüse"; 5. der Rückenschild schnürt sich allmählich von dem Fruchthof und Dottersack ab, indem seine Ränder nach unten wachsend sich gegen einander krümmen und zu Bauchplatten (*Laminae ventrales*) ausdehnen; 6. der Dottersack und die Gefässe des Fruchthofs, welche sich bald auf seiner ganzen Oberfläche ausbreiten, sind demnach Embryorgane oder „vergängliche Embryonal-Theile", die nur vorübergehende Bedeutung für die Ernährung des keimenden späteren Leibes besitzen letzterer kann im Gegensatze dazu als Dauerleib (*Menosoma*) bezeichnet werden.

Die Beziehung dieser cenogenetischen Bildungs-Verhältnisse der Amnioten zu den palingenetischen Keimungs-Formen der älteren amnionlosen Wirbelthiere lässt sich in folgendem Satze zusammenfassen: Die ursprüngliche Gastrula, welche bei den Acraniern,

Cyclostomen und Amphibien vollständig in den Keimleib übergeht, sondert sich bei den Amnioten frühzeitig in zwei Theile: in den Keimschild (*Embryaspis*), welcher die dorsale Anlage des Dauerleibes (*Menosoma*) darstellt, und in die vergänglichen Embryonal-Organe des Fruchthofs und seiner Blutgefässe, welche bald den ganzen Dottersack umwachsen. Die Verschiedenheiten, welche die verschiedenen Klassen des Wirbelthier-Stammes in diesen wichtigen Keimungs-Verhältnissen zeigen, lassen sich nur dann völlig verstehen, wenn wir gleichzeitig einerseits ihre phylogenetischen Beziehungen ins Auge fassen, anderseits die cenogenetischen Veränderungen der Keim-Anlagen, welche durch die wechselnde Brutpflege, die bald zunehmende, bald abnehmende Masse des Nahrungsdotters herbeigeführt wurden.

Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters machen sich hier als sehr wichtige cenogenetische Vorgänge in der Stammesgeschichte der Wirbelthiere geltend. Niemand hat dieselben neuerdings klarer beurtheilt und richtiger geschildert, als Carl Rabl in seiner ausgezeichneten „Theorie des Mesoderms". Er betont mit vollem Rechte, dass „die Eier ihre Stammesgeschichte ebenso gut wie die ausgebildeten Formen haben", und unterscheidet unter den Eiern der Wirbelthiere: 1. primär dotterarme (Acranier und Cyclostomen), 2. primär dotterreiche (Selachier), 3. secundär dotterarme (Ganoiden und Amphibien), 4. secundär dotterreiche (Teleostier, Reptilien, Vögel, Monotremen), 5. tertiär dotterarme (Didelphe und placentale Säugethiere).

Die Veränderungen, welche diese wiederholte Zunahme und Abnahme der ernährenden Dottermasse in der Form der Gastrula und besonders in der Lage und Gestalt des Urmundes herbeiführte, haben wir bereits im IX. Vortrage besprochen, als wir die verschiedenen Formen der Gastrulation im Wirbelthier-Stamme verglichen. Der Urmund oder das Prostoma ist ursprünglich eine einfache, kreisrunde Oeffnung am Aboral-Pol der Längsaxe; seine dorsale Lippe liegt oben, die ventrale unten. Beim holoblastischen Amphioxus ist der Urmund ein wenig excentrisch, auf die Rückenseite verschoben (S. 168, Fig. 39). Die Oeffnung erweitert sich mit dem Wachsthum des Nahrungsdotters bei den Cyclostomen und Ganoiden; bei den Stören liegt sie fast am Aequator des kugeligen Eies, die Bauchlippe (*a*) vorn, die Rückenlippe (*b*) hinten (Fig. 113 *B*). Bei der weitmündigen, kreisrunden Scheiben-Gastrula der Selachier oder Urfische, die sich ganz flach auf

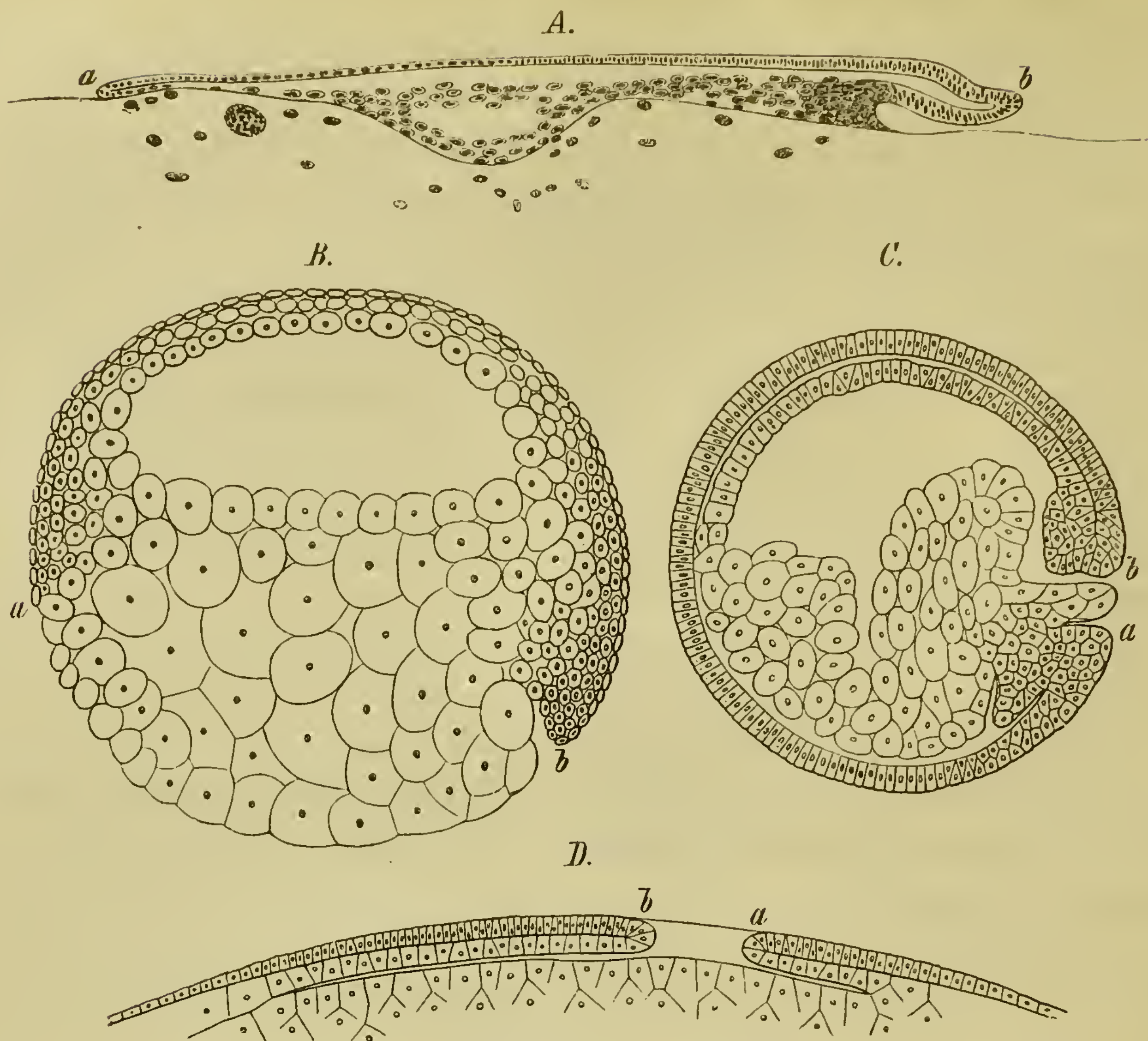


Fig. 113. **Medianer Längsschnitt durch die Gastrula von vier Wirbelthieren.** Nach Rabl. *A* Discogastrula eines Haifisches (*Pristiurus*). *B* Amphigastrula eines Störfisches (*Accipenser*). *C* Amphigastrula eines Amphibiums (*Triton*). *D* Epigastrula eines Amnioten (Schema). *a* ventrale, *b* dorsale Lippe des Urmundes.

dem mächtigen Nahrungsdotter ausbreitet, erscheint der vordere Halbkreis der Scheiben-Peripherie als ventrale, der hintere als dorsale Lippe (Fig. 113 *A*). Auf dem Wege von den discoblastischen Selachiern zu den amphiblastischen Amphibien nimmt die Masse des Nahrungsdotters wieder so sehr ab, dass er der totalen Furchung unterliegt. Der Urmund wird hier wieder klein und eng (Fig. 113 *C*, *ab*); er erscheint durch den Dotterpfropf verstopft, liegt auf der Grenze von Rückenfläche und Bauchfläche des Keimes (am Aboral-Pol seiner Aequatorial-Axe) und zeigt daher wiederum eine obere dorsale und untere ventrale Lippe (*a*, *b*). Eine neue (secundäre) Ausbildung von mächtigem Nahrungsdotter erfolgte wiederum bei den Stammformen der Amnioten, den aus Amphibien hervorgegangenen Protamnioten oder Proreptilien (Fig. 113 *D*). Die Anhäufung der Dottermassen geschah aber hier nur in der Bauchwand des Urdarms, so dass der hinten gelegene

enge Urmund nach oben gedrängt wurde, und als spaltförmige „Primitiv-Rinne“ auf den Rücken der scheibenförmigen „*Epigastrula*“ zu liegen kam; nunmehr musste (umgekehrt wie bei den Selachiern, Fig. 113 *A*) die dorsale Lippe (*b*) vorn, die ventrale (*a*) hinten liegen (Fig. 113 *D*). Dieses Verhältniss vererbte sich von da auf alle Amnioten, gleichviel ob sie den grossen Nahrungsdotter beibehielten (Reptilien und Vögel) oder abermals rückbildeten (Säugethiere).

Diese phylogenetische Beurtheilung der Gastrulation und Coelomation, sowie ihre kritische Vergleichung bei den verschiedenen Wirbelthieren verbreitet klares und volles Licht über viele ontogenetische Erscheinungen, über welche noch vor zwanzig Jahren die unklarsten und verworrensten Vorstellungen herrschten. Insbesondere offenbart sich hier deutlich der hohe wissenschaftliche Werth des biogenetischen Grundgesetzes, der scharfen kritischen Trennung der palingenetischen und cenogenetischen Processe. Den Gegnern dieses Grundgesetzes bleibt daher auch die wahre Bedeutung jener auffallenden Erscheinungen völlig verschlossen. Erstaunliche Beispiele solchen Mangels an jedem tieferen Verständniss liefern noch in neuester Zeit namentlich Wilhelm His in Leipzig und Victor Hensen in Kiel. Trotzdem diese fleissigen Beobachter seit mehr als zwanzig Jahren mit der genauen Beschreibung ontogenetischer Thatsachen sich abmühen, sind ihnen dennoch deren phylogenetische Ursachen bis heute völlig verschlossen geblieben. Die angeblichen „mechanischen“ Erklärungen, welche sie zu Hülfe nehmen, sind völlig ungenügend (vergl. S. 55). Hier wie überall in der Keimesgeschichte finden wir den wahren Weg des Verständnisses nur durch die Stammesgeschichte.

Elfte Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung des Amnioten-Embryo aus Dauerleib (Menosoma) und vergänglichen Keimorganen (Embryorgana).

Bestandtheile erster Ordnung des Amnioten-Keims.		Bestandtheile zweiter Ordnung.	Bestandtheile dritter Ordnung.
I. Dauerleib. **Menosoma.** ——— Derjenige (kleine) Theil des Amnioten-Keims (Mitteltheil der Keimscheibe oder Discogastrula), welcher sich zum bleibenden Körper entwickelt.	Keimschild **Embryaspis** = Embryonal-Fleck (*Area embryonalis*) oder „Embryonal-Anlage“, oder „Erste Spur des Embryo“. ——— (= Doppelschild [von Remak] oder „Baer'scher Schild“.)	I. A. Rückenleib (= Urwirbelplatten). **Episoma** = Stammzone (Rückenschild).	a. Hirnblase und Kopfplatten. b. Rückenmark und Urwirbelplatten. c. Chorda (axiales Entoderm)
		I. B. Bauchleib. (= Seitenplatten). **Hyposoma** = Parietalzone (Bauchplatten).	a. Bauchplatten (Parietale Seitenplatten, Somatopleura). b. Darmplatten (Viscerale Seitenplatten, Splanchnopleura).
II. Keimorgane. **Embryorgana.** ——— Derjenige (grosse) Theil des Amnioten-Keims, welcher keinen Antheil an der Zusammensetzung des bleibenden Körpers nimmt, sondern sich zu vorübergehenden sogenannten „extraembryonalen“ Keim-Organen ausbildet.	II. A. Dottersack. **Lecithoma.** *Saccus vitellinus.*	II. A 1. Fruchthof **Area germinativa** oder Gefässhof (*Area vasculosa*). II. A 2 Nabelblase **Vesica umbilicalis.**	a. Heller Fruchthof. *Area pellucida.* b. Dunkler Fruchthof. *Area opaca.* c. Dotter-Fruchthof. *Area vitellina.*
	II. B. Urharnsack. **Allantois** (= Harnblase der Amphibien).	II. B 1. Intrafötale Allantois. II. B 2. Extrafötale Allantois.	a. Harnblase (*Vesica urinaria*). b. Harngang. *Urachus.* c. Gefässkuchen. *Placenta.*
	II. C. Keimhüllen. **Embryolemma.**	II. C 1. **Amnion.** Wasserhaut. (Fruchtsack). II. C 2. **Serolemma.** Serumhaut („Seröse Hülle“), durch Zottenbildung übergehend in die Zottenhaut. **Chorion.**	C 1. Amnionhöhle (*Amniocoelon*). C 2. Serumhöhle. *Serocoelon.* (= Exocoeloma oder Interamnionhöhle, oder Extrafötal-Coelom).

Dreizehnter Vortrag.

Rückenleib und Bauchleib.

„Es mag bequemer sein, den altgewohnten Weg weiter zu wandeln, und in der zusammenhangslosen Einzelforschung die einzige wissenschaftliche Aufgabe zu sehen, in jener Häufung des thatsächlichen Materials, welches die Empirie seit langer Zeit anzusammeln begonnen hat. Diese Thatsachen bleiben aber unverwerthet, wenn sie nicht synthetisch erfasst und unter einander in logische Verbindungen gebracht werden. Dies geschieht durch die M o r p h o l o g i e. Sie zeigt der Anatomie die wechselseitigen Beziehungen der Organisationen, und lehrt sie in der Entwickelungsgeschichte die niederen Zustände erkennen, aus denen die höheren phylogenetisch hervorgingen."

Carl Gegenbaur (1876).

Urmund oder Primitivrinne. Markfurche und Nervenrohr. Markdarmgang oder neurenterischer Canal. Sandalen-Form des Keimschildes. Episoma und Hyposoma, Stammzone und Parietalzone. Darmrohr und Nabelblase. Rückenwand und Bauchwand. Kopfdarm und Beckendarm.

Inhalt des dreizehnten Vortrages.

Entwickelung des Rückenschildes (Notaspis). Primitivrinne (Urmund) in der Hinterhälfte, Medullarrinne in der Vorderhälfte des Rückenschildes. Verbindung beider Median-Rinnen durch den Markdarmgang oder Urdarm-Nerven-Gang (Canalis neurentericus). Neuroporus. Die ovale Form des Keimschildes geht über in die Sandalen-Form. Sonderung von Rückenleib (Episoma oder Stammzone) und Bauchleib (Hyposoma oder Parietalzone). Trennung beider durch die Seitenfurche. Sonderung von Urwirbelplatten und Seitenplatten. Querschnitt-Studien an dem sohlenförmigen Amnioten-Keim. Abschnürung des Medullar-Rohrs von der Hornplatte. Entstehung des geschlossenen Darmrohrs aus dem flachen Darmblatte des Keimschildes. Nabelbildung. Abschnürung des Säugethier-Keimschildes von der Keimdarmblase. Hautnabel und Darmnabel. Bildung des Amnion, der Allantois und der Nabelblase Aehnliche Bildung von Rückenwand und Bauchwand. Kopfdarmhöhle und Beckendarmhöhle. Mundgrube und Aftergrube. Urnierengänge. Erste Blutgefässe.

Litteratur:

Carl Gegenbaur, 1876. *Die Stellung und Bedeutung der Morphologie.* (*Morphol. Jahrb. I. Bd.*)

A. Rauber, 1876. *Primitivrinne und Urmund.* (*Morphol. Jahrb. II. Bd.*)

Derselbe, 1877. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere. — Noch ein Blastoporus.* (*Zool. Anz.* 1883.)

C. Kupffer, 1882—1884. *Die Gastrulation der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs.* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

C. K. Hoffmann, 1884. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien.* (*Zeitschr. f. w. Zool.* 40. *Bd.*, *und Morphol. Jahrb.* 11. *Bd.*)

C. Kupffer, 1887. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere.*

Johannes Rückert, 1888. *Ueber die Entstehung der Excretions-Organe bei Selachiern.* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

Berthold Hatschek, 1888. *Ueber den Schichtenbau vom Amphioxus.* (*Anat. Anzeiger S.* 662.)

Carl Rabl, 1888. *Ueber die Differenzirung des Mesoderms.* (*Anat. Anzeiger S.* 667.)

J. W. van Wijhe, 1889. *Ueber die Mesoderm-Segmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretions-Systems bei Selachiern.*

XIII.

Meine Herren!

Die frühesten und jüngsten Keim-Zustände des Menschen sind uns, aus den früher schon erörterten Gründen, theils noch gar nicht, theils nur sehr unvollkommen bekannt. Da aber die späteren darauf folgenden Keimformen sich beim Menschen genau ebenso verhalten und entwickeln, wie bei allen übrigen Säugethieren, so unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass auch jene früheren Vorläufer ganz dieselben sind. Konnten wir uns doch schon an der Coelomula des Menschen (Fig. 94, S. 241), an Querschnitten durch ihren Urmund überzeugen, dass ihre paarigen Coelom-Taschen sich ganz ebenso entwickeln, wie beim Kaninchen (Fig. 93); mithin wird auch der besondere Verlauf der Gastrulation derselbe sein.

Ebenso wie bei allen übrigen Säugethieren, bildet sich nun auch beim Menschen der Fruchthof aus, und in dessen axialem Mitteltheil der Keimschild (*Embryaspis*), dessen Bedeutung wir im vorhergehenden Vortrage betrachtet haben. In übereinstimmender Weise erfolgen nun auch die nächsten Veränderungen dieses Keimschildes, oder des sogenannten „Embryonal-Flecks" (*Area embryonalis*, fälschlich früher als „erste Spur des Embryo" aufgefasst —). Diese Veränderungen sind es nun, die wir vor Allem weiter ins Auge zu fassen und zu verfolgen haben.

Der wichtigste Theil des ovalen Keimschildes ist zunächst das schmälere hintere Ende; denn in seiner Median-Linie tritt zunächst der Primitiv-Streif auf (Fig 115 *p s*). Die schmale Längsrinne oder Medianfurche in demselben, die sogenannte „Primitiv-Rinne", ist, wie wir bereits wissen, der Urmund der Gastrula. Bei den stark cenogenetisch modificirten Gastrula-Keimen der Säugethiere ist dieses spaltförmige Prostoma so lang ausgedehnt, dass es bald die ganze hintere Hälfte des Rückenschildes durchzieht; so bei einem Kaninchen-Embryo von 6—8 Tagen

(Fig. 116 *pr*). Die beiden wulstigen parallelen Ränder, welche diesen medianen Längsspalt begrenzen, sind die lateralen Urmund-Lippen, rechte und linke. Somit wird bereits durch diesen Primitiv-Streifen die zweiseitige, dipleure oder bilateral-symmetrische

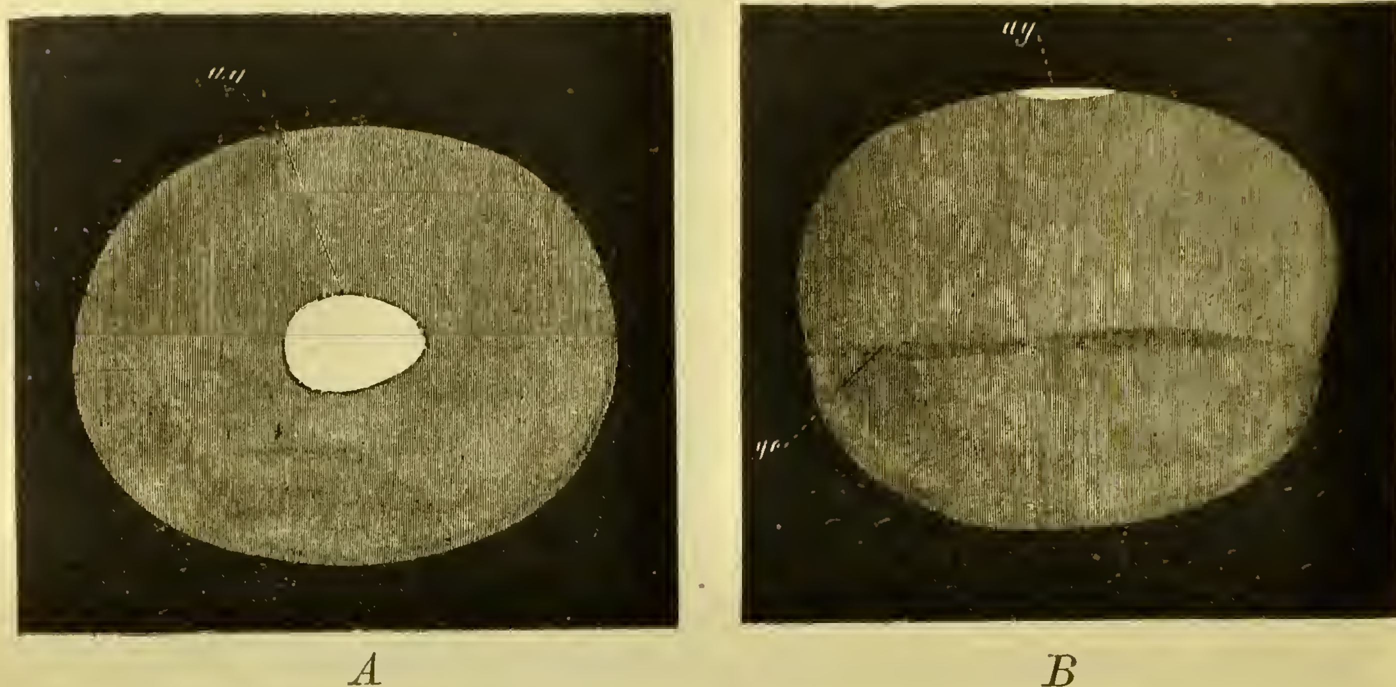


Fig. 114. Keimblase eines 7 Tage alten Kaninchens mit ovalem Keimschild (*ag*). *A* von oben, *B* von der Seite gesehen. Nach KÖLLIKER. *ag* Rückenschild (*Notaspis*) oder Embryonal-Fleck (*Area embryonalis*). In Fig. *B* ist die obere Hälfte der Keimblase aus beiden primären Keimblättern gebildet, die untere (bis *ge*) nur vom äusseren.

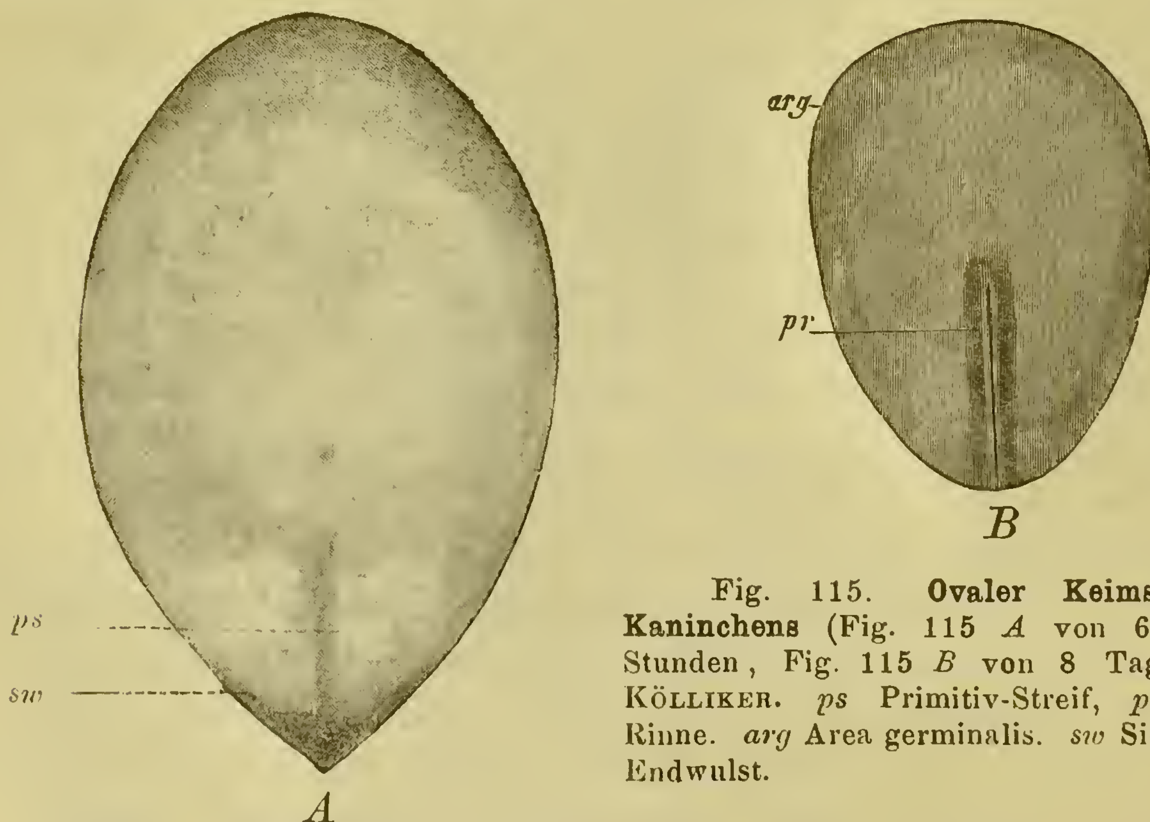


Fig. 115. **Ovaler Keimschild des Kaninchens** (Fig. 115 *A* von 6 Tagen 18 Stunden, Fig. 115 *B* von 8 Tagen). Nach KÖLLIKER. *ps* Primitiv-Streif, *pr* Primitiv-Rinne. *arg* Area germinalis. *sw* Sichelförmiger Endwulst.

Grundform des Wirbelthieres scharf ausgesprochen. Aus der breiteren und mehr abgerundeten Vorderhälfte des Rückenschildes entsteht der spätere Kopf.

In dieser vorderen Hälfte des Rückenschildes tritt nun ebenfalls bald eine mediane Längsfurche auf (Fig. 116 *rf*). Das ist die breitere Rückenfurche oder Medullar-Rinne, die erste Anlage des Central-Nervensystems. Die beiden parallelen „Rückenwülste oder Markwülste", welche dieselbe einschliessen, wachsen später über ihr zusammen und bilden das Medullar-Rohr. Wie Querschnitte zeigen, wird dasselbe bloss vom äusseren Keimblatte gebildet

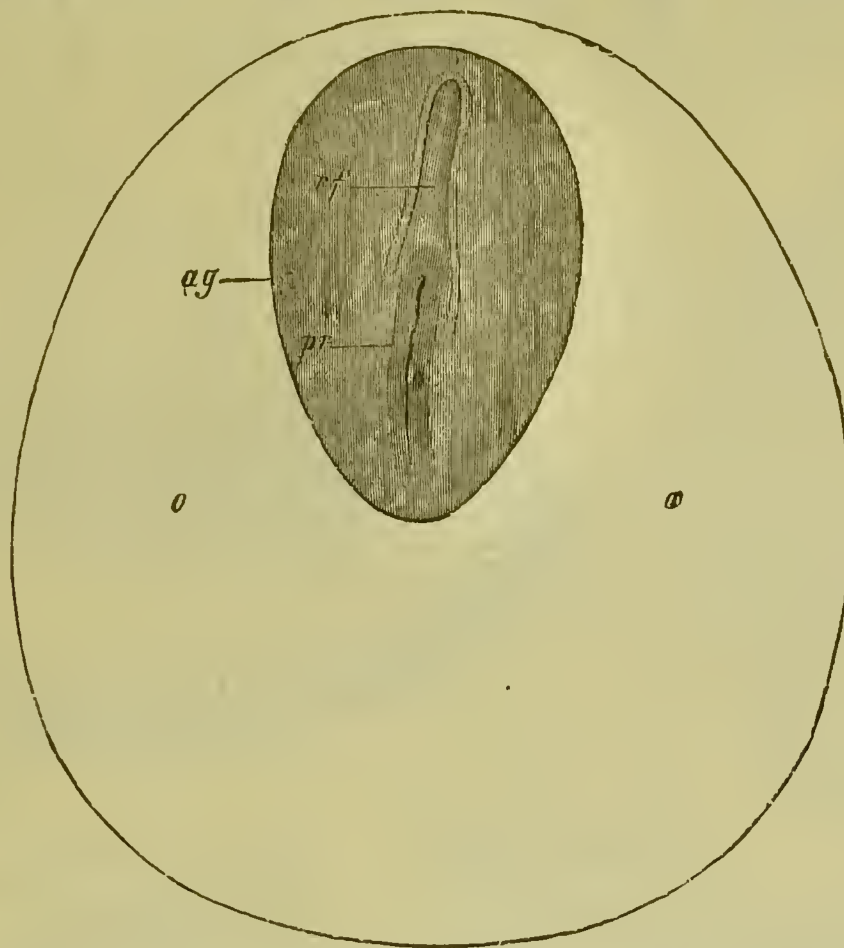


Fig. 116. Rückenschild (*ag*) **und Fruchthof** (*o*) **eines Kaninchen-Keims von 8 Tagen.** Nach Kölliker. *pr* Primitiv-Rinne. *rf* Rückenfurche.

(Fig. 129, 130). Die Urmundlippen hingegen liegen, wie wir wissen, an der wichtigen Stelle, wo das äussere Keimblatt in das innere umbiegt, und von wo zugleich die paarigen Coelomtaschen zwischen beide primäre Keimblätter hineinwachsen.

Die mediane Primitiv-Furche in der hinteren Hälfte und die mediane Medullar-Furche in der vorderen Hälfte des ovalen Rückenschildes sind also ganz verschiedene Bildungen, obgleich bei oberflächlicher Betrachtung die letztere nur die vordere Fortsetzung der ersteren zu sein scheint. Daher wurden auch beide früher allgemein verwechselt, und in der ältesten, vielfach copirten Abbildung, welche Bischoff (1842) vom ovalen Rückenschilde des Kaninchens gegeben hat (Fig. 112, S. 285), geht eine einfache Längsfurche durch die ganze Länge seiner Mittellinie hindurch. Diese Täu-

schung war um so verzeihlicher, als thatsächlich schon gleich darauf beide Längsrinnen mit einander in eine sehr merkwürdige Verbindung treten. Die beiden parallelen Rückenwülste nämlich, welche vorn bogenförmig in einander übergehen (Fig. 117), weichen hinten auseinander und umfassen das vordere Ende der Primitiv-Rinne. Dann wachsen sie so über derselben zusammen, dass die Primitiv-Rinne (oder der hinterste Hohlraum des Urdarms) unmittelbar übergeht in das sich schliessende Medullar-Rohr. Diese Uebergangsstelle ist der merkwürdige „Urdarm-Nerven-Gang" oder

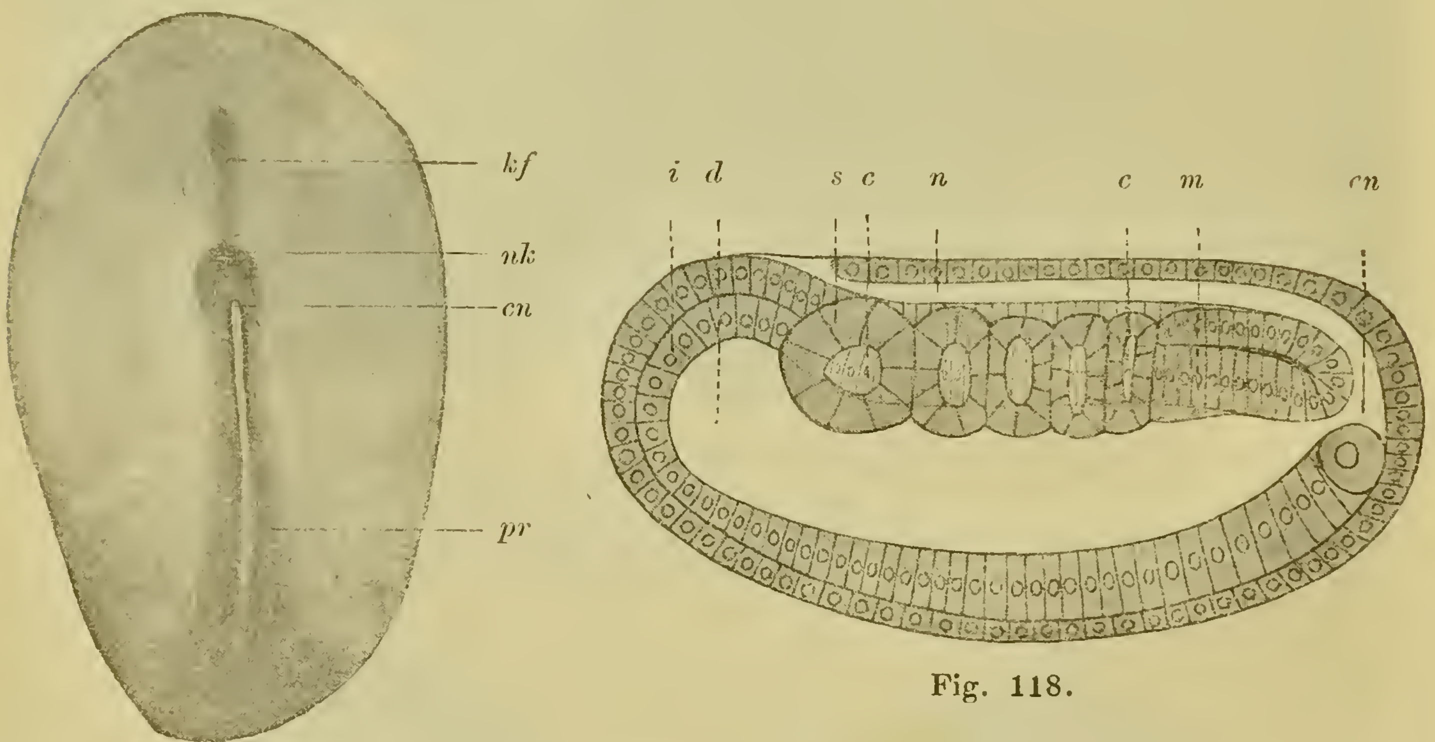


Fig. 117. Fig. 118.

Fig. 117. **Keimschild eines Kaninchens von acht Tagen.** Nach VAN BENEDEN. *pr* Primitiv-Rinne. *cn* Canalis neurentericus. *nk* Nodus neurentericus (sogenannter „HENSEN'scher Knoten"). *kf* Kopffortsatz (Chorda).

Fig. 118. **Längsschnitt durch die Coelomula von Amphioxus** (von der linken Seite). *i* Entoderm. *d* Urdarm. *cn* Markdarmgang. *n* Nervenrohr. *m* Mesoderm. *s* Erstes Ursegment. *c* Coelomtaschen. Nach HATSCHEK.

„Markdarmgang" (*Canalis neurentericus*, Fig. 118 *cn*). Die verdickte Zellen-Masse des Urmund-Randes, welche denselben umgiebt, ist der neurenterische Knoten (oder der sogenannte „HENSEN'sche Knoten", Fig. 118 *hk*). Die unmittelbare Verbindung, welche so zwischen den beiden Hohlräumen des Urdarms und des Nervenrohrs hergestellt wird, besteht übrigens nur kurze Zeit; bald werden beide durch eine Scheidewand definitiv getrennt.

Der räthselhafte Canalis neurentericus ist ein uraltes Keimes-Organ und deshalb von so hohem phylogenetischen Interesse, weil er bei allen Chorda-Thieren (ebenso Mantelthieren, wie Wirbelthieren) in gleicher Weise vorübergehend auftritt. Ueberall

berührt oder umfasst er bogenförmig das Hinterende der Chorda, welches hier aus der Mittellinie des Urdarms (zwischen den beiden Coelom-Lappen der Sichelrinne), nach vorn hin sich entwickelt (als „Kopffortsatz", Fig. 117 *kf*). Solche uralte, streng erbliche Einrichtungen, die heute gar keine physiologische Bedeutung mehr besitzen, müssen trotzdem als „rudimentäre Organe" unsere höchste Aufmerksamkeit erregen. Die Zähigkeit, mit der sich der nutzlose neurenterische Canal durch die ganze Reihe der Wirbelthiere vererbt, ist ebenso interessant für die Descendenz-Theorie im Allgemeinen, als für die Stammesgeschichte der Chordathiere im Besonderen.

Die Verbindung, welche der Canalis neurentericus (Fig. 118 *cn*) zwischen dem dorsalen Nervenrohr (*n*) und dem ventralen Darmrohr (*d*) herstellt, zeigt sich beim Amphioxus sehr deutlich im Längsschnitt der Coelomula-Larve, sobald der Urmund an ihrem Hinterende völlig geschlossen ist. Das Medullar-Rohr besitzt in diesem Stadium noch eine äussere Oeffnung am Vorderende, den Neuroporus (Fig. 80 *np*). Auch diese Oeffnung schliesst sich später. Dann liegen zwei völlig geschlossene Canäle über einander,

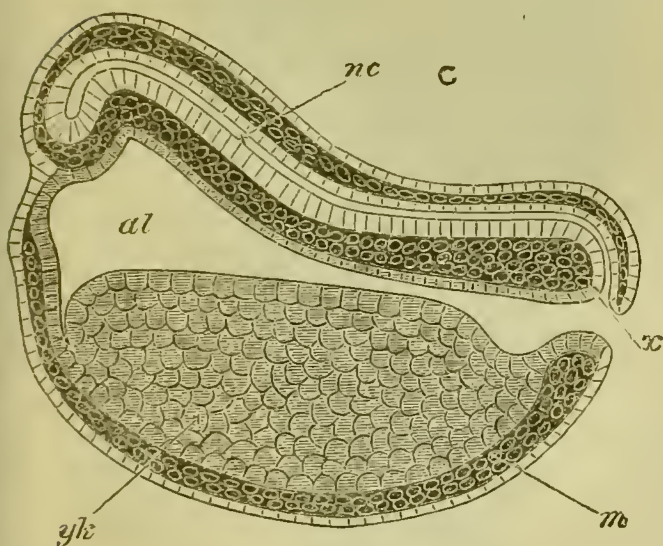


Fig. 119.

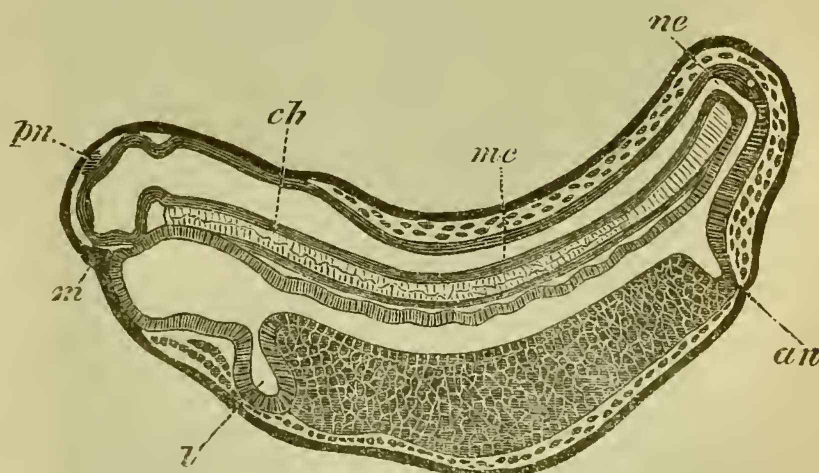


Fig. 120.

Fig. 119. **Längsschnitt durch die Chordula eines Frosches.** Nach BALFOUR. *nc* Nervenrohr. *x* Canalis neurentericus. *al* Darmrohr. *yk* Dotterzellen. *m* Mesoderm.

Fig. 120. **Längsschnitt durch einen Frosch-Keim.** Nach GOETTE. *m* Mund, *l* Leber, *an* After, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullar-Rohr, *pn* Zirbeldrüse (Epiphysis), *ch* Chorda.

oben das Markrohr, unten das Darmrohr, beide getrennt durch die Chorda. Ganz dieselben Verhältnisse, wie diese Acranier, zeigen auch die stammverwandten Tunicaten, die Ascidien (Taf. X, Fig. 5, 6).

In ganz gleicher Form und Lagerung finden wir den neurenterischen Canal bei den Amphibien wieder. Ein Längsschnitt

durch eine ganz junge Kaulquappe oder Froschlarve (Fig. 119) zeigt uns, wie wir von dem noch offenen Urmunde aus (*x*) ebenso wohl in die weite Urdarmhöhle (*al*) als in das enge darüber gelegene Nervenrohr (*nc*) hineingelangen können. Etwas später, wenn sich der Urmund geschlossen hat, stellt dann der enge neurenterische Canal (Fig. 120 *ne*) die bogenförmige Verbindung zwischen dem dorsalen Nervencanal (*mc*) und dem ventralen Darmcanal dar.

Bei den Amnioten ist diese ursprüngliche Bogenform des neurenterischen Canals desshalb anfänglich nicht zu finden, weil hier der Urmund ganz auf die Rückenfläche der Gastrula hinauf wandert und sich in den gestreckten Längsspalt der „Primitiv-Rinne" verwandelt. Es erscheint daher, von oben betrachtet, die Primitiv-Rinne (Fig. 122 *pr*) als die geradlinige Fortsetzung der davor gelegenen jüngeren Medullar-Furche (*me*).

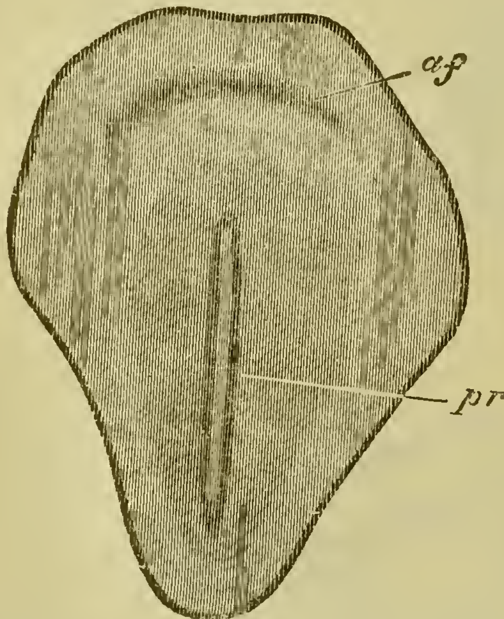


Fig. 121.

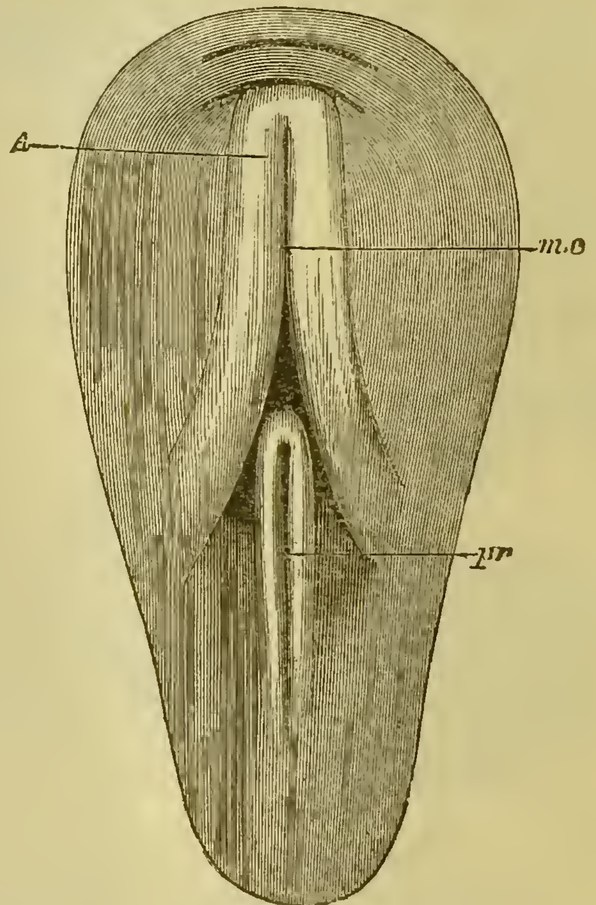


Fig. 122.

Fig. 121, 122. **Rückenschild des Hühnchens.** Nach BALFOUR. Die Medullar-Furche (*me*), welche in Fig. 121 noch nicht sichtbar ist, umfasst in Fig. 122 mit ihrem hinteren Ende das vordere Ende der Primitiv-Rinne (*pr*).

Die divergenten hinteren Schenkel der letzteren umfassen das vordere Ende der ersteren. Später erfolgt hier der vollständige Verschluss des Urmundes, indem die Rückenwülste, zum Markrohr sich schliessend, das Prostoma überwachsen. Dann führt der Canalis neurentericus als eine enge, bogenförmig absteigende Röhre (Fig. 123 *ne*) direct aus dem Markrohr (*sp*) in das Darmrohr (*pag.*). Unmittelbar vor demselben liegt das Hinter-Ende der Chorda (*ch*).

Während diese wichtigen Vorgänge im Axentheile des Rückenschildes sich vollziehen, verändert sich zugleich seine äussere Gestalt. Die ovale Form (Fig. 112) wird ähnlich einer Schuhsohle oder Sandale, leierförmig oder biscuitförmig (Fig. 124). Das mittlere Drittel wächst nicht so rasch in die Breite als das hintere, und noch mehr das vordere Drittel; so erscheint die Anlage des Dauerleibes in der

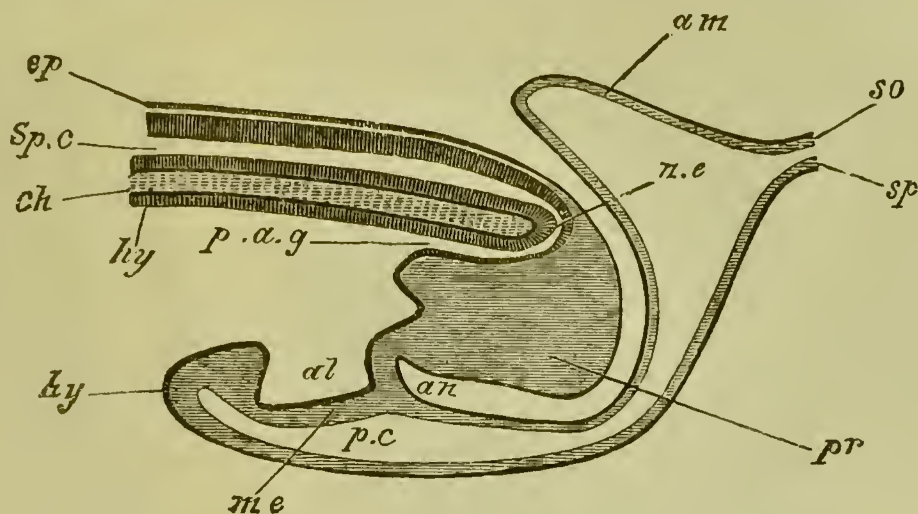


Fig. 123. **Längsschnitt durch das Hinter-Ende eines Hühner-Keims.** Nach Balfour. *sp* Medullar-Rohr, durch den neurenterischen Canal (*ne*) mit dem Enddarm (*p.ag*) verbunden. *ch* Chorda. *pr* Neurenterischer (Hensen'scher) Knoten. *al* Allantois. *ep* Exoderm. *hy* Entoderm. *so* Parietalblatt. *sp* Visceralblatt. *an* Aftergrube. *am* Amnion.



Fig. 124. **Fruchthof oder Keimscheibe des Kaninchens mit sohlenförmigem Keimschild,** ungefähr 10mal vergrössert. Das helle, kreisrunde Feld (*d*) ist der dunkle Fruchthof. Der helle Fruchthof (*c*) ist leierförmig, wie der Keimschild selbst (*b*). In dessen Axe ist die Rückenfurche oder Markfurche sichtbar (*a*). Nach Bischoff.

Taille etwas eingeschnürt. Gleichzeitig geht die länglich-runde Form des Fruchthofes wieder in die kreisrunde über, und es sondert sich deutlicher der innere helle Fruchthof vom äusseren dunkleren (Fig. 125 *a*). Der Umkreis des Fruchthofes bezeichnet die Grenze der Blutgefäss-Bildung im Mesoderm.

Die charakteristische Sandalen-Form des Rückenschildes, welche durch die geringere Breite des mittleren Theiles bedingt ist und welche mit einer Geige, Leier oder Schuhsohle ver-

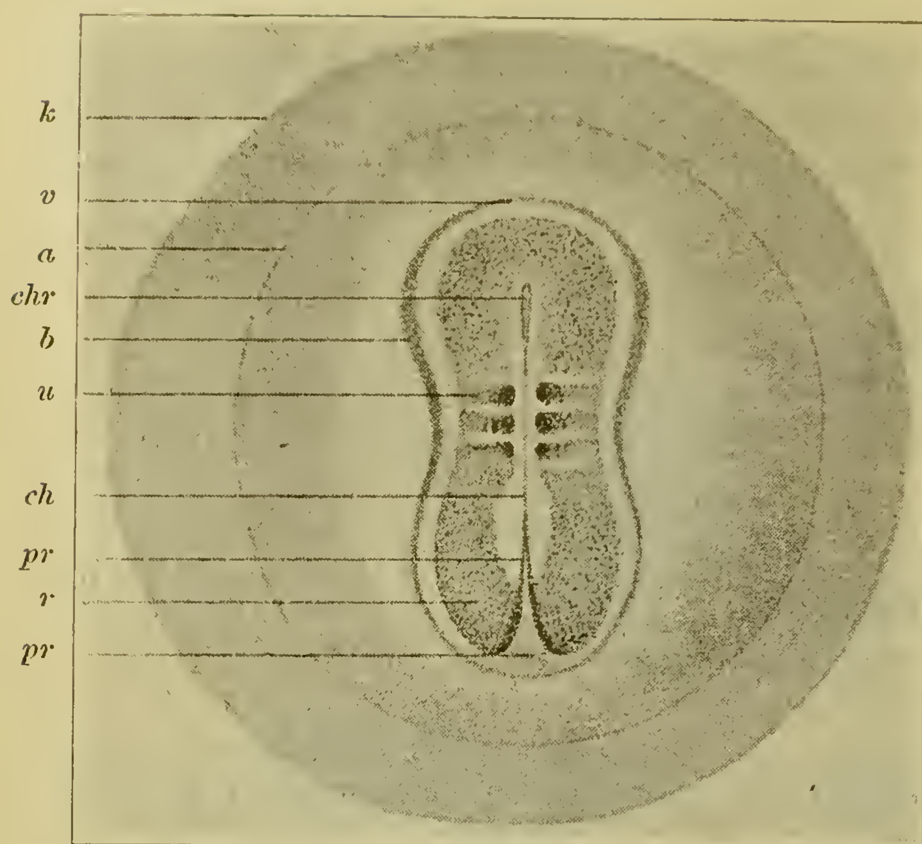


Fig. 125.

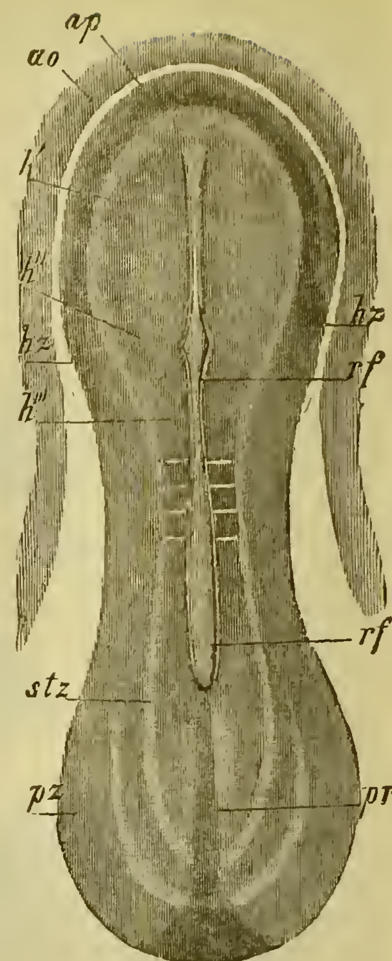


Fig. 126.

Fig. 125. **Keim der Beutelratte** (*Opossum*), 60 Stunden alt, von 4 mm Durchmesser. Nach SELENKA. *k* die kugelige Keimdarmblase, *a* der kreisrunde Fruchthof, *b* Grenze der Bauchplatten, *r* Rückenschild, *v* sein Vordertheil, *u* das erste Ursegment, *ch* Chorda, *chr* ihr Vorderende, *pr* Primitiv-Rinne (Urmund).

Fig. 126. **Sandalenförmiger Keimschild eines Kaninchens von acht Tagen**, mit dem vorderen Theile des Fruchthofes (*ao* dunkler, *ap* heller Fruchthof). Nach KÖLLIKER. *rf* Rückenfurche, in der Mitte der Medullar-Platte, *h*. *pr* Primitivrinne (Urmund). *stz* Dorsalzone (Stammzone). *pz* Ventralzone (Parietalzone). In dem schmäleren Mitteltheil sind die drei ersten Ursegmente sichtbar.

glichen wird, bleibt bei allen Amnion-Thieren längere Zeit bestehen. Alle Säugethiere, Vögel und Reptilien haben in diesem Stadium wesentlich die gleiche Bildung, und ebenso auch noch kürzere oder längere Zeit, nachdem die Abschnürung der Ursegmente in den Coelom-Lappen begonnen hat (Fig. 126). Der Keimschild des Menschen nimmt diese Sandalen-Form bereits in der zweiten Woche seiner Entwickelung an; gegen Ende dieser Woche besitzt unser Sohlen-Keim eine Länge von ungefähr einer Linie oder zwei Millimetern.

Die vollkommene bilaterale Symmetrie des Wirbelthier-Körpers, welche schon in der ovalen Form des Keimschildes (Fig. 112) durch den medianen Primitiv-Streif angedeutet war, tritt in der Sandalen-Form desselben noch schärfer hervor (Fig. 125—128). Immer deutlicher sondern sich im sohlenförmigen Keimschilde die axialen Organe der Mittelebene (hinten Primitiv-

Streif, vorn Medullar-Rohr, darunter die Chorda), und die lateralen Organ-Bezirke, welche rechts und links von jenen symmetrisch sich entwickeln. In diesen Seiten-Bezirken des Keimschildes sondert sich nun deutlich eine dunklere centrale und eine hellere periphere Zone; erstere wird als „Stammzone“ bezeichnet (Fig. 127 *stz*), letztere als „Parietal-Zone“ (*pz*); aus der ersteren entsteht die dorsale, aus der letzteren die ventrale Hälfte der Leibeswand.

Die sogenannte „Stammzone“ des Amnioten-Keims wird besser als Rückenschild (*Notaspis*) bezeichnet; denn aus ihr geht die ganze Rückenhälfte des späteren Körpers (oder des

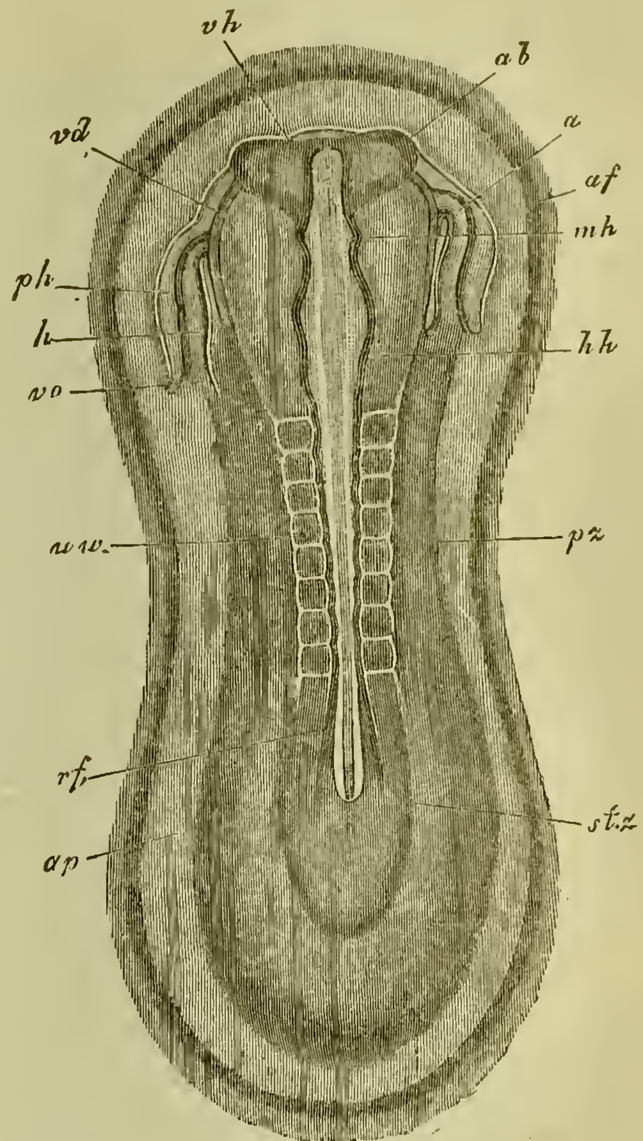


Fig. 127. **Sandalenförmiger Keimschild eines Kaninchens von neun Tagen.** Nach Kölliker. (Rücken-Ansicht, von oben.) *stz* Stammzone oder Rückenschild (mit 8 Paar Ursegmenten). *pz* Parietalzone oder Bauchzone. *ap* Heller Fruchthof. *af* Amnion-Falte. *h* Herz. *ph* Pericardial-Höhle. *vo* Vena omphalo-mesenteria. *ab* Augenblasen, *vh* Vorderhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn. *uw* Ursegment (Urwirbel).

Dauerleibes) hervor, d. h. der Rückenleib (*Episoma*). Die sogenannte „Parietal-Zone“ hingegen wird passender Ventral-Zone oder Bauchschild genannt (*Hypaspis*); denn aus ihr entstehen die „Seitenplatten“, welche sich später von der Keimdarmblase abschnüren und den Bauchleib (*Hyposoma*) bilden, d. h. die Bauchhälfte des bleibenden Körpers, mit der Leibeshöhle und dem davon umschlossenen Darmrohr.

Die sohlenförmigen Keimschilder aller Amnion-Thiere sind noch auf der Stufe der Bildung, welche Fig. 127 von einem Kaninchen und Fig. 128 von einer Beutelratte zeigen, so ähnlich, dass man sie entweder gar nicht oder nur durch ganz untergeordnete Merkmale in der Grösse einzelner Theile unterscheiden kann. Auch der Sandalen-Keim des Menschen ist auf dieser Bildungsstufe nicht von demjenigen anderer Säugethiere zu unterscheiden, und insbesondere demjenigen des Kaninchens sehr ähnlich. Dagegen er-

scheinen diese flachen Sandalen-Keime der Amnioten sehr verschieden von den entsprechenden Keimformen der holoblastischen niederen Wirbelthiere, insbesondere der Acranier (Amphioxus); und dennoch

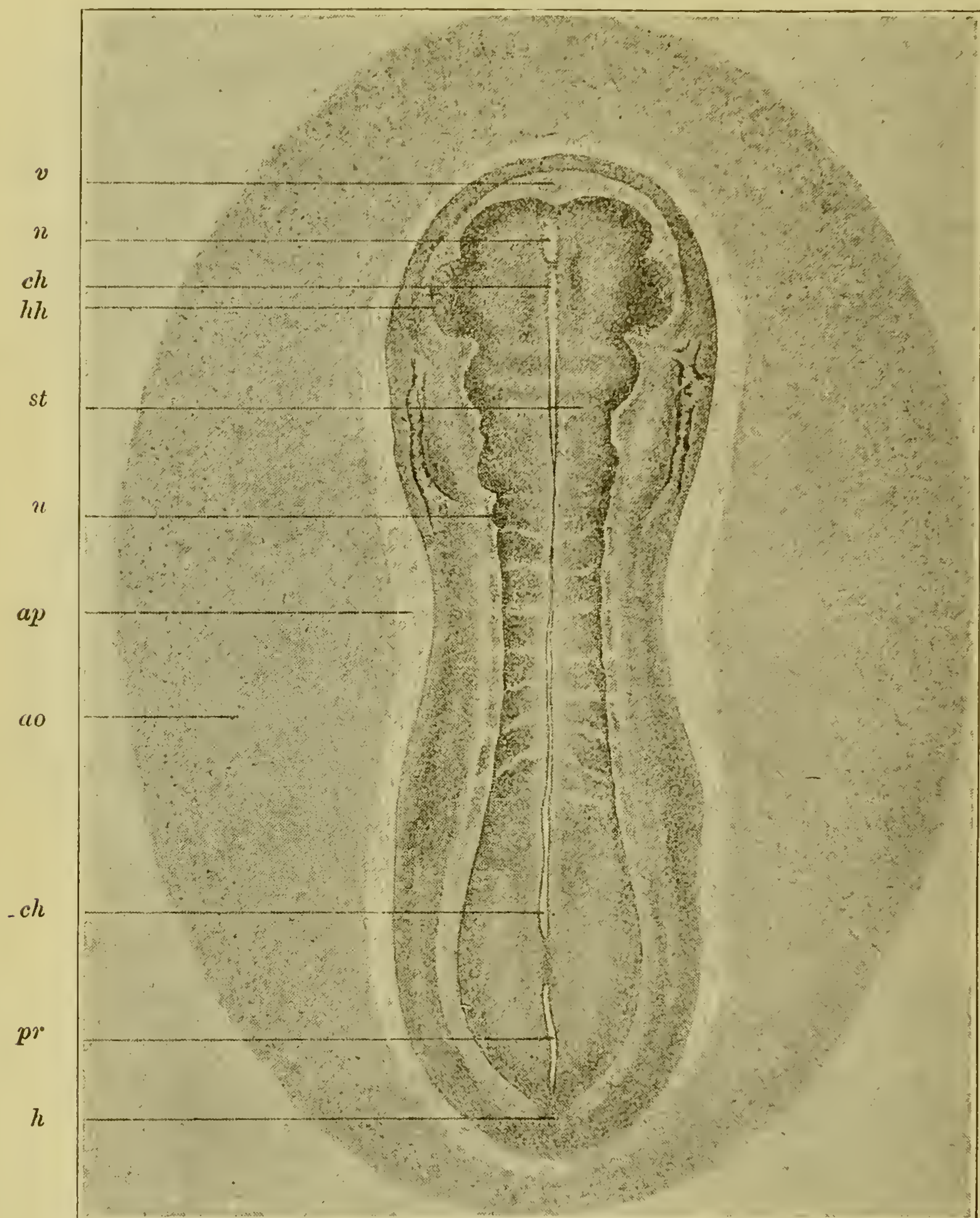


Fig. 128. **Sandalenförmiger Keimschild eines Opossum** (*Didelphys*) **von drei Tagen** (72 Stunden). Nach Selenka. (Rückenansicht, von oben.). *stz* Stammzone oder Rückenschild (mit 8 Paar Ursegmenten). *pz* Parietalzone oder Bauchzone. *ap* Heller Fruchthof. *ao* Dunkler Fruchthof. *hh* Herzhälften. *v* Vorderende, *h* Hinterende. In der Mittellinie schimmert die Chorda (*ch*) durch das helle Medullar-Rohr (*n*) durch. *u* Ursegment. *pr* Primitiv-Streif (Urmund).

ist der wesentliche Körperbau der ersteren ganz derselbe, wie derjenige, den wir bei der Chordula der letzteren finden (Fig. 80—83) und bei den segmentirten Keimformen, die unmittelbar daraus hervorgehen. Der auffallende äussere Unterschied ist auch hier

wiederum dadurch bedingt, dass bei den palingenetischen Keimen des Amphioxus (Fig. 80, 81) und der Amphibien (Fig. 82, 83) Darmwand und Leibeswand von Anfang an geschlossene Röhren bilden, während dieselben bei den cenogenetischen „Keimscheiben" der Amnioten durch die colossale Ausdehnung des Dottersackes zu blattförmiger Ausbreitung an dessen Oberfläche gezwungen sind.

Um so bemerkenswerther ist es, dass die frühzeitige Scheidung von Rücken- und Bauchhälfte bei allen Vertebraten sich in gleicher, streng erblicher Weise vollzieht. Hier wie dort, bei jenen Acraniern wie bei diesen Cranioten, sondert sich schon um diese Zeit der Rückenleib (*Episoma*) vom Bauchleibe (*Hyposoma*). In dem mittleren oder medialen Körpertheile ist ja diese Sonderung schon früher dadurch erfolgt, dass sich die axiale Chorda zwischen dem dorsalen Nervenrohr und dem ventralen Darmrohr ausbildet. Aber in dem äusseren oder lateralen Körpertheile wird sie erst dadurch bewirkt, dass die paarigen Coelom-Taschen durch eine frontale Einschnürung jederseits in zwei Stücke zerfallen, in einen dorsalen Episomiten (Rückensegment oder „Urwirbel") und einen ventralen Hyposomiten (Bauchsegment). Ersterer liefert beim Amphioxus je eine Muskeltasche, letzterer je eine Geschlechtstasche oder Gonade. (Vergl. den Querschnitt des Urwirbelthieres, Fig. 98, 99, S. 256.)

Diese wichtigen Sonderungs-Processe im Mesoderm, welche wir im nächsten Vortrage eingehender betrachten werden, gehen Hand in Hand mit bedeutungsvollen Veränderungen im Exoderm, während das Entoderm zunächst noch wenig sich verändert. Wir studiren diese Vorgänge am besten auf Querschnitten, welche wir senkrecht auf die Fläche durch den sohlenförmigen Keimschild legen. Ein solcher Querschnitt durch einen bebrüteten Hühnerkeim, am Ende

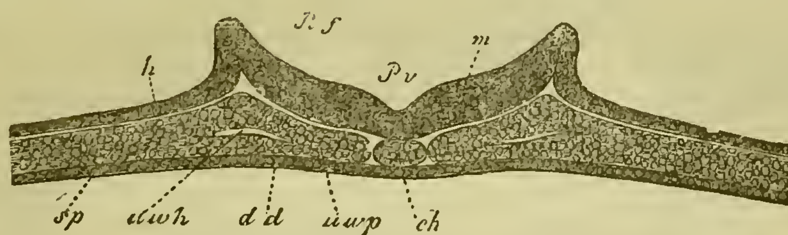


Fig. 129. **Querschnitt durch den Keimschild eines Hühnchens,** am Ende des ersten Brütetages. Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte. *m* Markplatte, die Rückenfurche (*Rf*) bildend. *ch* Chorda, *uwh* Coelomspalte. *uwp* Dorsaler Theil des Mesoderms. *sp* Ventraler Theil (Seitenplatten). *dd* Darmdrüsenblatt.

des ersten Brüte-Tages, zeigt uns das Darmdrüsenblatt als ein ganz einfaches Epithel, welches blattförmig auf der Aussenfläche des Nahrungsdotters ausgebreitet ist (Fig. 129 *dd*). Aus der dor-

salen Mittellinie dieses Entoderms hat sich die Chorda (*ch*) abgeschnürt; rechts und links von dieser die beiden Mesodermhälften oder die paarigen „Coelom-Lappen". Ein schmaler Spalt in den letzteren deutet die Leibeshöhle an (*uwh*); durch sie werden die beiden Lamellen der Coelom-Taschen getrennt, die untere (viscerale) und die obere (parietale). Die breite, von der Markplatte (*m*) gebildete Rückenfurche (*Rf*) ist noch weit offen, wird aber durch die parallelen Medullar-Wülste von der lateralen Hornplatte (*h*) geschieden.

Während nun die Medullar-Wülste höher werden und sich gegen einander krümmen (Fig. 130 *u*), bildet sich im Mesoderm jederseits eine diesen parallele Längsfurche, die Seitenfurche (*Sulcus lateralis*). In dieser Seitenfurche liegt anfangs der „Urnierengang (Fig. 131 *ung*). Indem die Seitenfurche das Mittelblatt völlig durchschneidet, zerfällt dasselbe in zwei getrennte Abschnitte: der innere oder mediale Theil (*u*) ist die „Ursegment-Leiste", welche den grössten Theil der „Stammzone" bildet und nachher durch Gliederung in die Somiten-Kette zerfällt (in Fig. 127 und 128 bereits mit 8 Paar Somiten); der äussere oder laterale Abschnitt

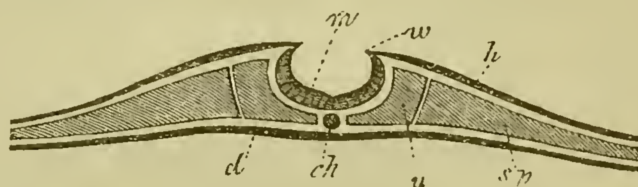


Fig. 130. **Querschnitt durch den Keimschild von einem Hühnchen** am Ende des ersten Brüte-Tages, etwas weiter entwickelt als Fig. 129, ungefähr 20mal vergrössert. Die beiden Ränder der Markplatte (*m*), welche als Markwülste (*w*) die letztere von der Hornplatte (*h*) abgrenzen, krümmen sich gegeneinander. Beiderseits der Chorda (*ch*) haben sich die Ursegmentplatten (*u*) von den Seitenplatten (*sp*) gesondert. *d* Darmdrüsenblatt. Nach Remak.

hingegen ist die „Seitenplatte" (Fig. 130 *sp*); sie erscheint, von oben gesehen, als „Parietal-Zone" und spaltet sich dann in die beiden Faserblätter. In der vorderen Hälfte des Keimschildes welche dem späteren Kopfe entspricht, tritt keine Trennung ein zwischen der inneren Urwirbelmasse und der äusseren Seitenplatte. Der mediale, innerste Theil der Seitenplatten, welcher die Ursegment-Leiste oder „Urwirbelplatte" berührt, heisst Mittelplatte (Fig. 131 *mp*). Unterhalb derselben erscheinen die ersten Blutgefässe, die „primitiven Aorten" (*ao*).

Während dieser Vorgänge geschehen bedeutende Veränderungen im Hautsinnesblatte oder im äusseren Keimblatte. Die fortdauernde Erhöhung und das beständige Wachsthum der beiden

Rückenwülste führt nämlich dahin, dass jetzt diese beiden erhabenen Leisten sich mit ihren oberen freien Rändern gegen einander krümmen, immer mehr nähern (Fig. 130 *w*) und schliesslich verwachsen. So entsteht aus der offenen Rückenfurche, deren obere Spalte enger und enger wird, zuletzt ein geschlossenes cylindrisches Rohr (Fig. 131 *mr*). Dieses Rohr ist von der grössten Bedeutung; es ist die erste Anlage des Central-Nervensystems, des Gehirns und des Rückenmarkes: das Markrohr oder Medullarrohr (*Tubus medullaris*). Früher hat man diese ontogenetische Thatsache als ein wunderbares Räthsel angestaunt; wir werden nachher sehen, dass sich dieselbe im Lichte der Descendenz-Theorie als ein ganz natürlicher Vorgang herausstellt. Ihre phylogenetische Erklärung liegt darin, dass das Central-Nervensystem das Organ ist, durch welches aller Verkehr mit der Aussenwelt, alle Seelenthätigkeit und alle Sinneswahrnehmungen vermittelt werden; also muss es sich ursprünglich aus der äusseren Oberfläche des Körpers, aus der Oberhaut oder Epidermis entwickelt haben. Später schnürt sich das Markrohr vollständig vom äusseren Keimblatte ab, wird von den Medialtheilen der Urwirbel umwachsen und nach innen hineingedrängt (Fig. 141). Der übrig bleibende Theil des Hautsinnesblattes (Fig. 131 *h*) heisst

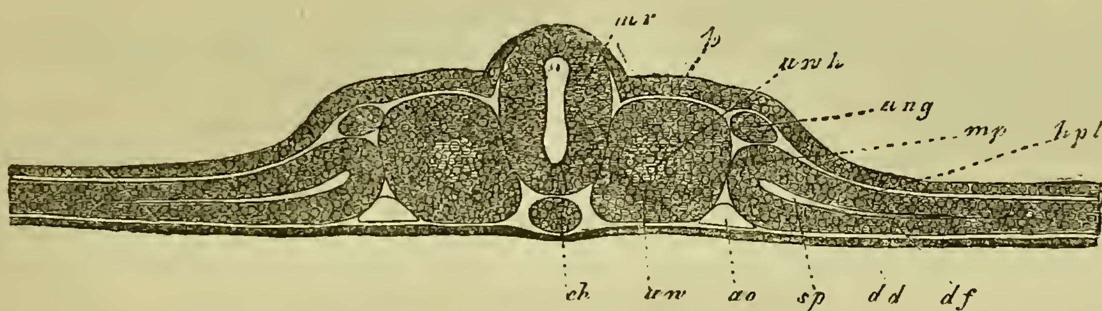


Fig. 131. **Querschnitt durch den Keimschild** (von einem bebrüteten Hühnchen am zweiten Brütetage), ungefähr 100mal vergrössert. Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte. *mr* Medullarrohr. *ung* Urnierengang. *uw* Ursegmente. *hf* Hautfaserblatt, *mp* Mittelplatte, *df* Darmfaserblatt. *sp* Coelomspalte. *ao* Primitive Aorta. *dd* Darmdrüsenblatt.

nunmehr Hornplatte oder „Hornblatt“, weil sich aus ihm die gesammte Oberhaut oder Epidermis mit den dazu gehörigen Horntheilen (Nägeln, Haaren u. s. w.) entwickelt. (Vergl. Taf. IV und V, S. 320, nebst Erklärung).

Sehr frühzeitig scheint sich aus dem Exoderm noch ein anderes, ganz verschiedenes Organ zu sondern, nämlich der Urnierengang (*ung*). Dieser ist ursprünglich ein ganz einfacher, röhrenförmiger, langer Gang, ein gerader Canal, der beiderseits der Urwirbel-Leisten (an deren äusserer Seite) von vorn nach hinten läuft (Fig. 92 *ung*). Er entsteht, wie es scheint, seitlich vom Markrohr

aus der Hornplatte, in der Lücke, welche zwischen den Urwirbelplatten und den Seitenplatten sich findet. Schon zu der Zeit, in welcher die Abschnürung des Markrohres von der Hornplatte erfolgt, wird der Urnierengang in dieser Lücke sichtbar. Nach anderen Beobachtern soll die erste Anlage desselben nicht vom Hautsinnesblatte, sondern vom Hautfaserblatte geliefert werden.

Das innere Keimblatt oder das Darmdrüsenblatt (Fig. 131 *dd*) bleibt während dieser Vorgänge ganz unverändert. Erst etwas später zeigt dasselbe eine ganz flache, rinnenförmige

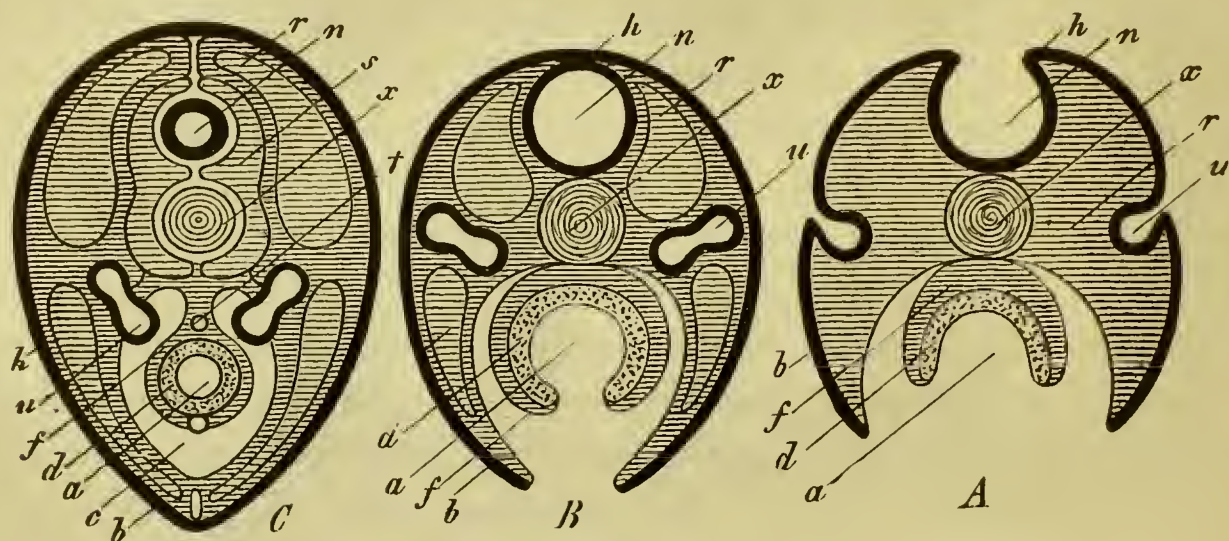


Fig. 132. Drei schematische Querschnitte durch den Keimschild des höheren Wirbelthieres, um die Entstehung der röhrenförmigen Organ-Anlagen aus den gekrümmten Keimblättern zu zeigen. In Fig. *A* sind Markrohr (*n*) und Darmrohr (*a*) noch offene Rinnen; die Urnierengänge (*u*) sind noch Seiten-Rinnen in der Oberhaut (*h*). In Fig. *B* ist das Markrohr (*n*) und die Rückenwand bereits geschlossen, während das Darmrohr (*a*) und die Bauchwand noch offen sind; die Urnierengänge (*u*) sind von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt und innen mit segmentalen Urnieren-Canälchen in Verbindung. In Fig. *C* ist sowohl oben das Markrohr und die Rückenwand, als unten das Darmrohr und die Bauchwand geschlossen. Aus allen offenen Rinnen sind geschlossene Röhren geworden; die Urnieren sind nach innen gewandert. Die Buchstaben bedeuten in allen drei Figuren dasselbe: *h* Hautsinnesblatt. *n* Markrohr oder Medullarrohr. *u* Urnierengänge. *x* Axenstab. *s* Wirbel-Anlage. *r* Rückenwand. *b* Bauchwand. *c* Leibeshöhle oder Coelom. *f* Darmfaserblatt. *t* Urarterie (Aorta). *v* Urvene (Subintestinal-Vene). *d* Darmdrüsenblatt. *a* Darmrohr. (Vergl. Taf. IV und V.)

Vertiefung in der Mittellinie des Keimschildes, unmittelbar unter der Chorda. Diese Vertiefung heisst die Darmrinne oder Darmfurche. Sie deutet uns bereits das künftige Schicksal dieses Keimblattes an. Indem nämlich diese ventrale Darmrinne sich allmählich vertieft und ihre unteren Begrenzungsränder sich gegen einander krümmen, gestaltet sie sich in ähnlicher Weise zu einem geschlossenen Rohr, dem Darmrohr, wie vorher die dorsale Medullarfurche zum Markrohr wurde. Das Darmfaserblatt (Fig. 132 *f*), welches dem Darmdrüsenblatt (*d*) anliegt, folgt natürlich der Krümmung des letzteren. Mithin wird von Anfang an die entstehende Darm-

wand aus zwei Schichten zusammengesetzt, inwendig aus dem Darmdrüsenblatt, auswendig aus dem Darmfaserblatt.

Die Bildung des Darmrohres ist derjenigen des Markrohres insofern ähnlich, als in beiden Fällen zunächst in der Mittellinie eines flachen Keimblattes eine geradlinige Rinne oder Furche entsteht. Darauf krümmen sich die Ränder dieser Furche gegen einander und verwachsen zu einem Rohre (Fig. 132). Aber doch sind beide Vorgänge im Grunde sehr verschieden. Denn das Markrohr schliesst sich in seiner ganzen Länge zu einer cylindrischen Röhre, während das Darmrohr in der Mitte offen bleibt und die Höhlung desselben noch sehr lange in Zusammenhang mit der Höhlung der Keimdarmblase steht. Die offene Verbindung zwischen beiden Höhlungen schliesst sich erst sehr spät, bei Bildung des Nabels. Die Schliessung des Markrohres erfolgt von beiden Seiten her, indem die Ränder der Rückenfurche von rechts und von links her mit einander verwachsen. Die Schliessung des Darmrohres hingegen erfolgt nicht bloss von rechts und von links, sondern gleichzeitig auch von vorn und von hinten her, indem die Ränder der Darmrinne von allen Seiten her gegen den Nabel zusammenwachsen. Ueberhaupt steht dieser ganze Vorgang der secundären Darmbildung bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen im engsten Zusammenhange mit der Nabelbildung, mit der Abschnürung des Embryo von dem Dottersack oder der Nabelblase. (Vergl. Fig. 100, und Taf. V, Fig. 14, 15.)

Um hier Klarheit zu gewinnen, müssen Sie das Verhältniss des Keimschildes zum Fruchthof und zur Keimdarmblase scharf in's Auge fassen. Das geschieht am besten durch Vergleichung der fünf Stadien, welche Fig. 133—137 Ihnen im Längsschnitt vorführen. Der Keimschild (*e*) der anfangs nur wenig über die Fläche des Fruchthofs hervorragt, beginnt bald sich stärker über dieselbe zu erheben und von der Keimdarmblase abzuschnüren. Dabei zeigt der Keimschild, von der Rückenfläche betrachtet, immer noch die ursprüngliche einfache Sandalenform (Fig. 125—128). Von einer Gliederung im Kopf, Hals, Rumpf u. s. w., sowie von Gliedmaassen ist noch Nichts zu bemerken. Aber in der Dicke ist der Keimschild mächtig gewachsen, besonders im vorderen Theile. Er tritt jetzt als ein dicker, länglich-runder Wulst stark gewölbt über die Fläche des Fruchthofes hervor. Nun beginnt er sich von der Keimdarmblase, mit welcher er an der Bauchfläche zusammenhängt, vollständig abzuschnüren und zu emancipiren. Indem diese Abschnürung fortschreitet, krümmt sich sein Rücken immer stärker; in

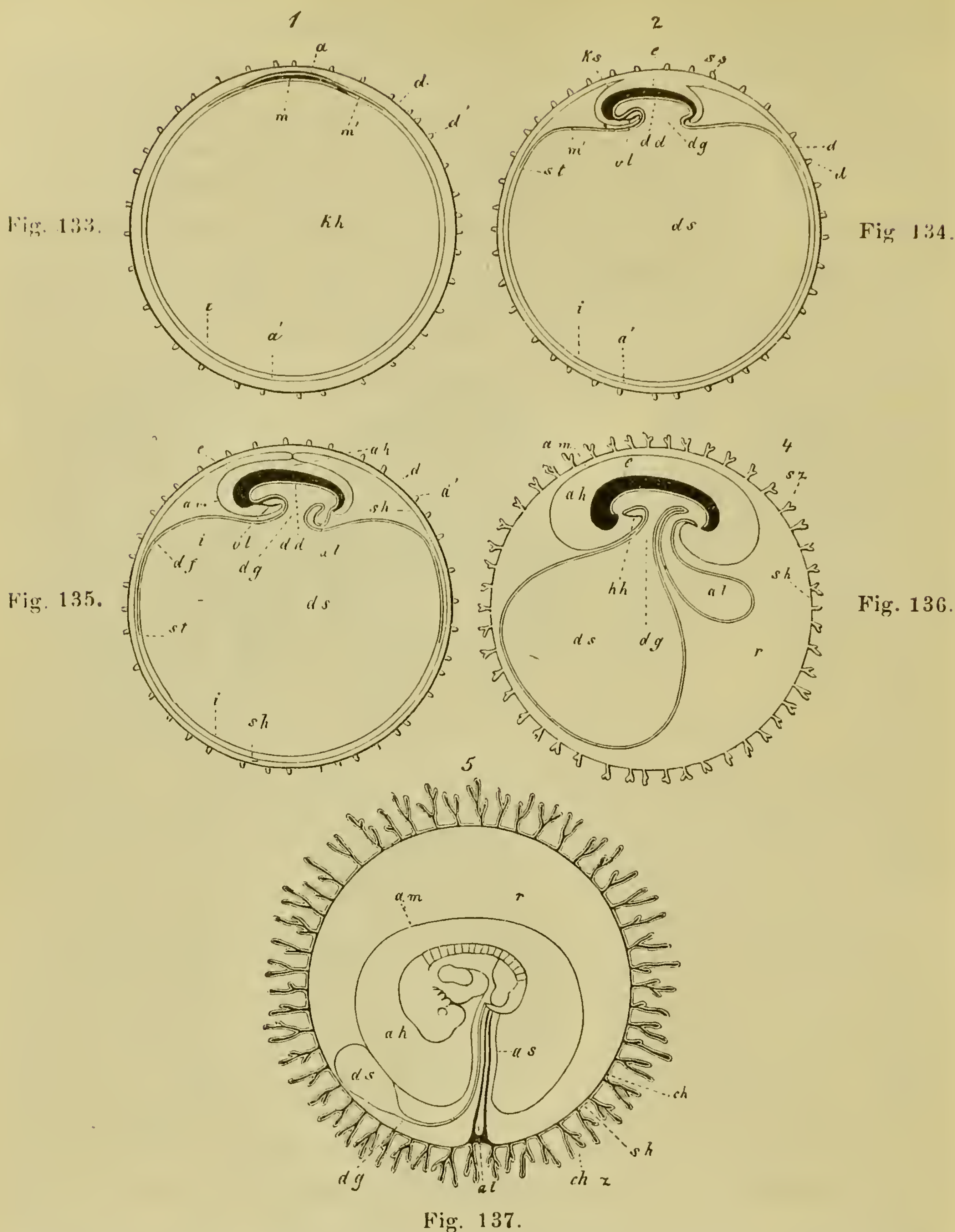


Fig. 133—137. **Fünf schematische Längsschnitte durch den reifenden Säugethier-Keim und seine Eihüllen.** In Fig. 133—136 geht der Längsschnitt durch die Sagittal-Ebene oder die Mittelebene des Körpers, welche rechte und linke Hälfte scheidet; in Fig. 137 ist der Keim von der linken Seite gesehen. In Fig. 133 umschliesst das mit Zotten (*d'*) besetzte Prochorion (*d*) die Keimblase, deren Wand aus den beiden primären Keimblättern besteht. Zwischen dem äusseren (*a*) und inneren (*i*) Keimblatte hat sich im Bezirke des Fruchthofes das mittlere Keimblatt (*m*) entwickelt. In Fig. 134 beginnt der Embryo (*e*) sich von der Keimblase (*ds*) abzuschnüren, während sich rings um ihn der Wall der Amnionfalte erhebt (vorn als Kopfscheide, *ks*, hinten als Schwanzscheide, *ss*). In Fig. 135 stossen die Ränder der Amnionfalte (*am*) oben über dem Rücken des Embryo zusammen und bilden so die Amnionhöhle (*ah*); indem sich der Embryo (*e*) stärker von der Keimblase (*ds*) abschnürt, entsteht

der Darmcanal (*dd*), aus dessen hinterem Ende die Allantois hervorwächst (*al*). In Fig. 136 wird die Allantois (*al*) grösser; der Dottersack (*ds*) kleiner. In Fig. 137 zeigt der Embryo bereits die Kiemenspalten und die Anlagen der beiden Beinpaare; das Chorion hat verästelte Zotten gebildet. In allen 5 Figuren bedeutet: *e* Embryo. *a* Aeusseres Keimblatt. *m* Mittleres Keimblatt. *i* Inneres Keimblatt. *am* Amnion. (*ks* Kopfscheide. *ss* Schwanzscheide). *ah* Amnion-Höhle. *as* Amnionscheide des Nabelstranges. *kh* Keimdarmblase. *ds* Dottersack (Nabelblase). *dg* Dottergang. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *vl* = *hh* Herzgegend. *d* Dotterhaut (Ovolemma oder Prochorion). *d'* Zöttchen desselben. *sh* Seröse Hülle (Serolemma). *sz* Zotten derselben. *ch* Zottenhaut oder Chorion. *chz* Zotten desselben. *st* Terminal-Vene. *r* Paricoelom oder Serocoelom (der mit Flüssigkeit gefüllte Raum zwischen Amnion und Chorion). Nach KÖLLIKER. Vergl. Taf. V, Fig. 14 und 15.

demselben Verhältnisse, als der Embryo wächst und grösser wird, nimmt die Keimblase ab und wird kleiner, und zuletzt hängt die letztere nur noch als ein kleines Bläschen aus dem Bauche des Embryo hervor (Fig. 137 *ds*). Zunächst entsteht in Folge der Wachsthumsvorgänge, die diese Abschnürung bewirken, rings um den Embryo-Körper auf der Oberfläche der Keimblase eine furchenartige Vertiefung, eine Grenzfurche, die wie ein Graben den ersteren rings umgiebt, und nach aussen von diesem Graben bildet sich durch Erhebung der anstossenden Theile der Keimblase ein ringförmiger Wall oder Damm (Fig. 134 *ks*).

Um diesen wichtigen Vorgang klar zu übersehen, wollen wir den Embryo mit einer Festung vergleichen, die von Graben und Wall umgeben ist. Dieser Graben besteht aus dem äusseren Theile des Fruchthofes und hört auf, wo der Fruchthof in die Keimdarmblase übergeht. Die wichtige Spaltung in dem mittleren Keimblatte, welche die Bildung der Leibeshöhle veranlasst, setzt sich peripherisch über den Bezirk des Embryo auf den ganzen Fruchthof fort. Zunächst reicht dieses mittlere Keimblatt bloss so weit, wie der Fruchthof; der ganze übrige Theil der Keimdarmblase besteht anfangs nur aus den zwei ursprünglichen Grenzblättern, dem äusseren und inneren Keimblatt. So weit also der Fruchthof reicht, spaltet sich das mittlere Keimblatt ebenfalls in die beiden Ihnen bereits bekannten Lamellen, in das äussere Hautfasserblatt und in das innere Darmfaserblatt. Diese beiden Lamellen weichen weit auseinander, indem sich zwischen beiden eine helle Flüssigkeit ansammelt (Fig. 135 *am*). Die innere Lamelle, das Darmfaserblatt, bleibt auf dem inneren Blatte der Keimdarmblase (auf dem Darmdrüsenblatte) liegen. Die äussere Lamelle hingegen, das Hautfaserblatt, legt sich eng an das äussere Blatt des Fruchthofes, an das Hautsinnesblatt an und hebt sich mit diesem zusammen von der Keimdarmblase ab. Aus diesen beiden vereinigten äusseren Lamellen entsteht nun eine zusammenhängende Haut. Das ist der

ringförmige Wall, welcher rings um den ganzen Embryo immer höher und höher sich erhebt und schliesslich über demselben zusammenwächst (Fig. 134—137 *am*). Um das vorhin gebrauchte Bild der Festung beizubehalten, stellen sie sich vor, dass der Ring-Wall der Festung ausserordentlich hoch wird und die Festung weit überragt. Seine Ränder wölben sich wie die Kämme einer überhängenden Felswand, welche die Festung einschliessen will; sie bilden eine tiefe Höhle und wachsen schliesslich oben zusammen. Zuletzt liegt die Festung ganz innerhalb der Höhle, die durch Verwachsung der Ränder dieses gewaltigen Walles entstanden ist. (Vergl. Fig. 138—142 und Taf. V Fig. 14.)

Indem in dieser Weise die beiden äusseren Schichten des Fruchthofes sich faltenförmig rings um den Embryo erheben und darüber zusammenwachsen, bilden sie schliesslich eine geräumige sackförmige Hülle um denselben. Diese Hülle führt den Namen Fruchthaut oder Wasserhaut, Amnion (Fig. 137 *am*). Der Embryo schwimmt in einer wässerigen Flüssigkeit, welche den Raum zwischen Embryo und Amnion ausfüllt und Amnion-Wasser oder Fruchtwasser genannt wird (Fig. 136, 137 *ah*). Später kommen wir auf die Bedeutung dieser merkwürdigen Bildung zurück. Zunächst ist sie für uns von keinem Interesse, weil sie in keiner directen Beziehung zur Körperbildung steht.

Unter den verschiedenen Anhängen, deren Bedeutung wir später erkennen werden, wollen wir vorläufig noch die Allantois und den Dottersack nennen. Die Allantois oder der Harnsack (Fig. 135, 136 *al*) ist eine birnförmige Blase, welche aus dem hintersten Theile des Darmcanales hervorwächst; ihr innerstes Stück verwandelt sich späterhin in die Harnblase; ihr äusserstes Stück bildet mit seinen Gefässen die Grundlage des Gefässkuchens oder der Placenta. Vor der Allantois tritt aus dem offenen Bauche des Embryo der Dottersack oder die Nabelblase hervor (*ds*), der Rest des ursprünglichen Keimdarmblase (Fig. 133 *kh*). Bei weiter entwickelten Embryonen, bei denen die Darmwand und die Bauchwand dem Verschluss nahe ist, hängt dieselbe als ein kleines gestieltes Bläschen aus der Nabelöffnung hervor (Fig. 136, 137 *ds*). Ihre Wand besteht aus zwei Schichten: innen aus dem Darmdrüsenblatt, aussen aus dem Darmfaserblatt. Sie ist also ein bläschenförmiger Anhang des eigentlichen Darmrohrs, eine „embryonale Darmdrüse". Je grösser der Embryo wird, desto kleiner wird dieser Dottersack oder *Lecithoma*. Anfänglich erscheint der Embryo nur als ein kleiner Anhang an der grossen Keimdarmblase.

Später hingegen erscheint umgekehrt der Dottersack oder der Rest der Keimdarmblase nur als kleiner beutelförmiger Anhang des Embryo (Fig. 100). Er verliert schliesslich alle Bedeutung. Die sehr weite Oeffnung, durch welche anfangs die Darmhöhle mit der Nabelblase communicirt, wird später immer enger und verschwindet endlich ganz. Der Nabel, die kleine grubenförmige Vertiefung, welche man beim entwickelten Menschen in der Mitte der Bauchwand vorfindet, ist diejenige Stelle, an welcher ursprünglich der Rest der Keimdarmblase, die Nabelblase, in die Bauchhöhle eintrat, und mit dem sich bildenden Darm zusammenhing. (Vergl. Fig. 14 und 15 auf Taf. V, S. 320.)

Die Entstehung des Nabels fällt mit dem vollständigen Verschluss der äusseren Bauchwand zusammen. Die Bauchwand der Amnioten entsteht in ähnlicher Weise, wie die Rückenwand. Beide werden wesentlich vom Hautfaserblatte gebildet und äusserlich von der Hornplatte, dem peripherischen Theile des Hautsinnesblattes, überzogen. Beide kommen dadurch zu Stande, dass sich die vier flachen Keimblätter des Keimschildes durch entgegengesetzte Krümmung in ein Doppelrohr verwandeln: oben am Rücken den Wirbel-Canal, der das Markrohr umschliesst, unten am Bauche die Wand der Leibeshöhle, welche das Darmrohr enthält (Fig. 132).

Wir wollen zuerst die Bildung der Rückenwand und dann die der Bauchwand betrachten (Fig. 138—142). In der Mitte der Rückenfläche des Embryo liegt ursprünglich, wie Sie wissen, unmittelbar unter der Hornplatte (*h*) das Markrohr (*mr*), welches sich von deren mittlerem Theile abgeschnürt hat. Später aber wachsen die Urwirbelplatten (*uw*) von rechts und von links her zwischen diese beiden ursprünglich zusammenhängenden Theile hinein (Fig. 140, 141). Die oberen inneren Ränder beider Urwirbelplatten schieben sich zwischen Hornplatte und Markrohr hinein, drängen beide auseinander und verwachsen schliesslich zwischen denselben in einer Naht, die der Mittellinie des Rückens entspricht. Die Verschmelzung dieser paarigen „Rückenplatten" und der mediane Schluss der Rückenwand erfolgt ganz nach Art des Markrohres, welches nunmehr von diesem Wirbelrohr umschlossen wird. So entsteht die Rückenwand, und so kommt das Markrohr ganz nach innen zu liegen. Ebenso wächst später die Urwirbelmasse unten rings um die Chorda dorsalis herum und bildet hier die Wirbelsäule. Hier unten spaltet sich der innere untere Rand der Urwirbelplatten jederseits in zwei Lamellen, von denen sich die obere zwischen Chorda und Markrohr, die untere hingegen zwischen

Chorda und Darmrohr einschiebt. Indem sich beide Lamellen von beiden Seiten her über und unter der Chorda begegnen, umschliessen sie dieselbe völlig und bilden so die röhrenförmige, äussere Chorda-Scheide, die skeletbildende Schicht, aus welcher die Wirbelsäule hervorgeht (*Perichorda,* Fig. 132 *C*, *s*; Fig. 140 *wh*, 141). (Vergl. Fig. 3—8 auf Taf. IV und die folgenden Vorträge.)

Ganz ähnliche Vorgänge wie hier oben am Rücken bei Bildung der Rückenwand, treffen wir unten am Bauche bei Entstehung der

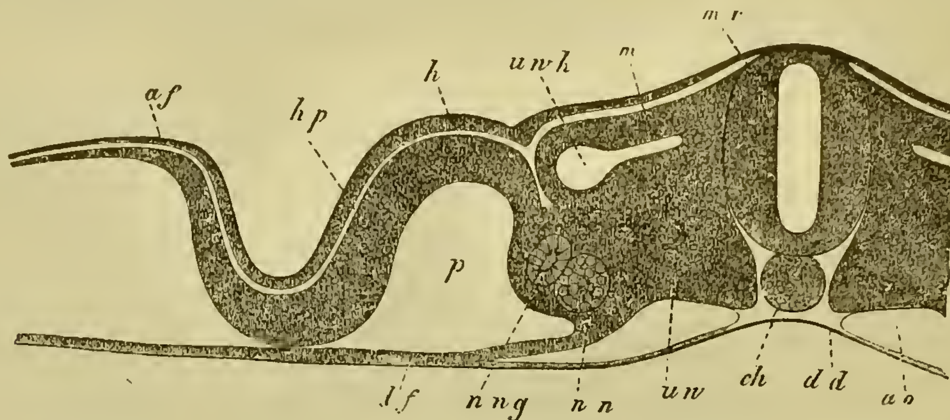


Fig. 138.

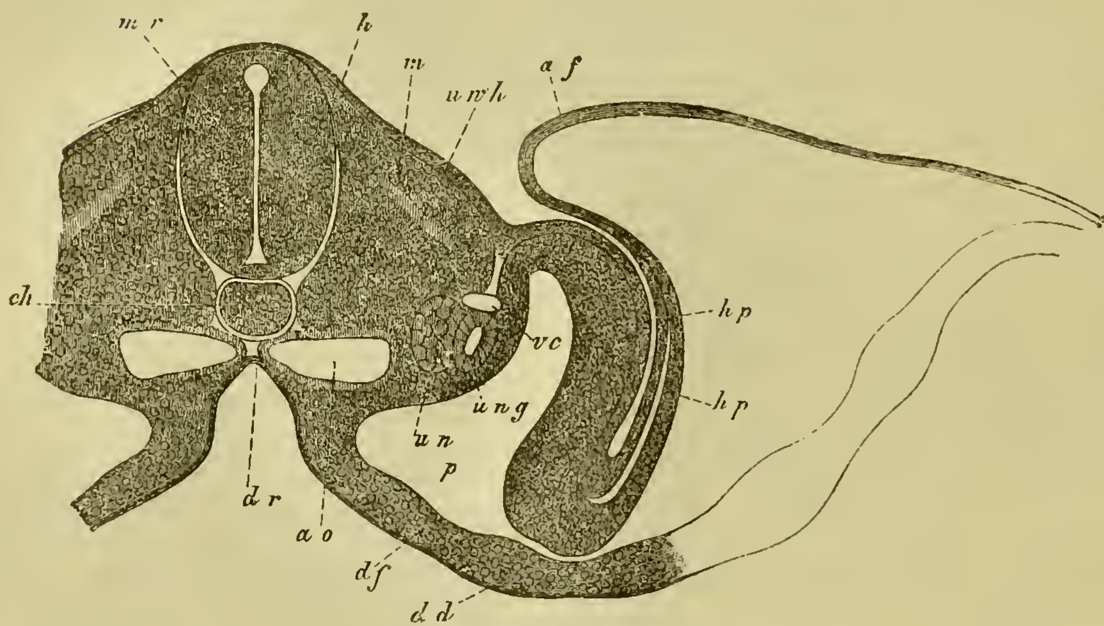


Fig. 139.

Fig. 138—141. **Querschnitte durch Embryonen** (von Hühnern). Fig. 138 vom zweiten, Fig. 139 vom dritten, Fig. 140 vom vierten und Fig. 141 vom fünften Tage der Bebrütung. Fig. 138—140, nach KÖLLIKER, gegen 100mal vergrössert; Fig. 141, nach REMAK, etwa 20mal vergrössert. *h* Hornplatte. *mr* Markrohr. *ung* Urnierengang. *un* Urnierenbläschen. *hp* Hautfaserblatt. $m = mu = mp$ Muskelplatte. *uw* Urwirbelplatte (*wh* häutige Anlage des Wirbelkörpers, *wb* des Wirbelbogens, *wq* der Rippe oder des Querfortsatzes). *uwh* Urwirbelhöhle. *ch* Axenstab oder Chorda. *sh* Chordascheide. *bh* Bauchwand. *g* hintere, *v* vordere Rückenmarks-Nervenwurzel, $a = af = am$ Amnionfalte. *p* Leibeshöhle oder Coelom. *df* Darmfaserblatt. *ao* primitive Aorten. *sa* secundäre Aorta. *vc* Cardinal-Venen. $d = dd$ Darmdrüsenblatt. *dr* Darmrinne. In Fig. 138 ist der grösste Theil der rechten Hälfte, in Fig. 139 der grösste Theil der linken Hälfte des Querschnittes weggelassen. Von dem Dottersack oder dem Rest der Keimblase ist unten nur ein kleines Stück Wand gezeichnet. (Vergl. die Querschnitte Taf. IV, Fig. 3—8.)

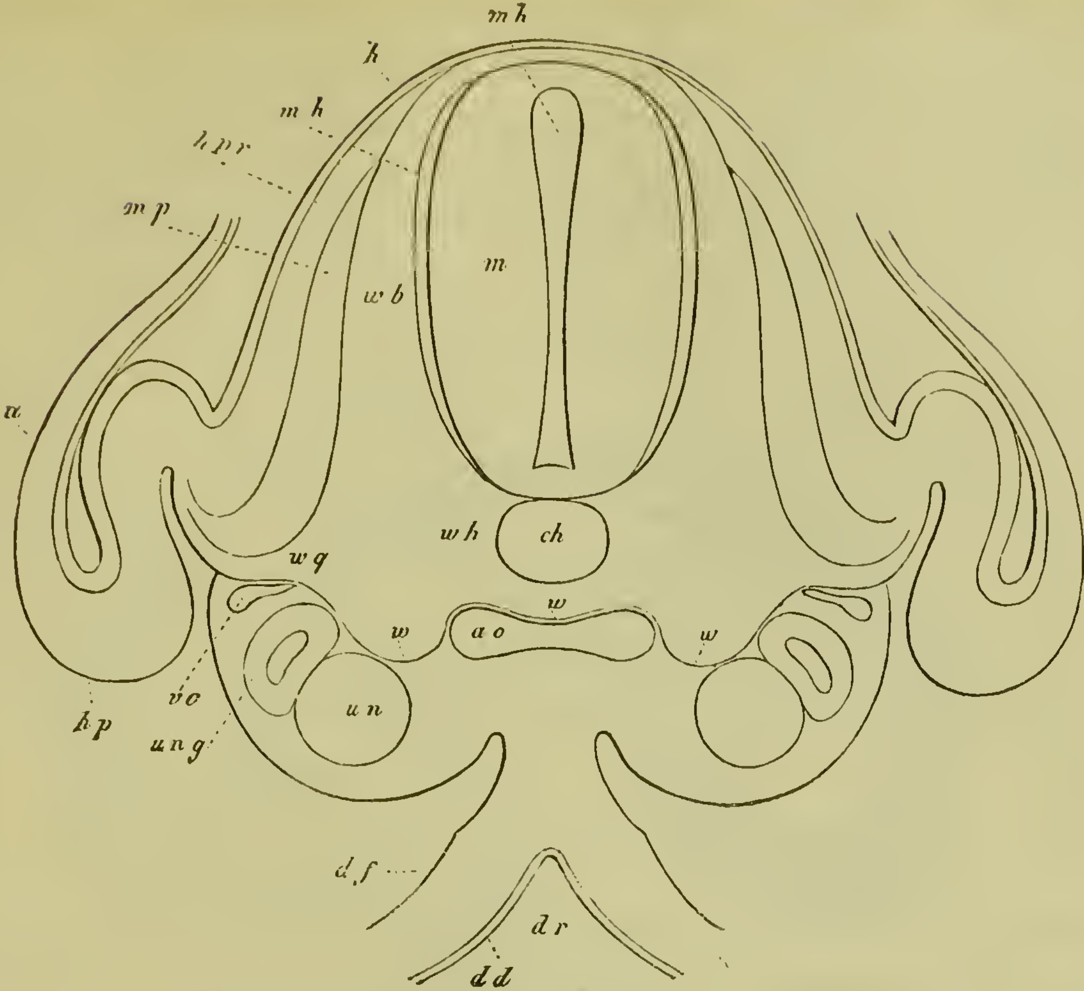


Fig 140.

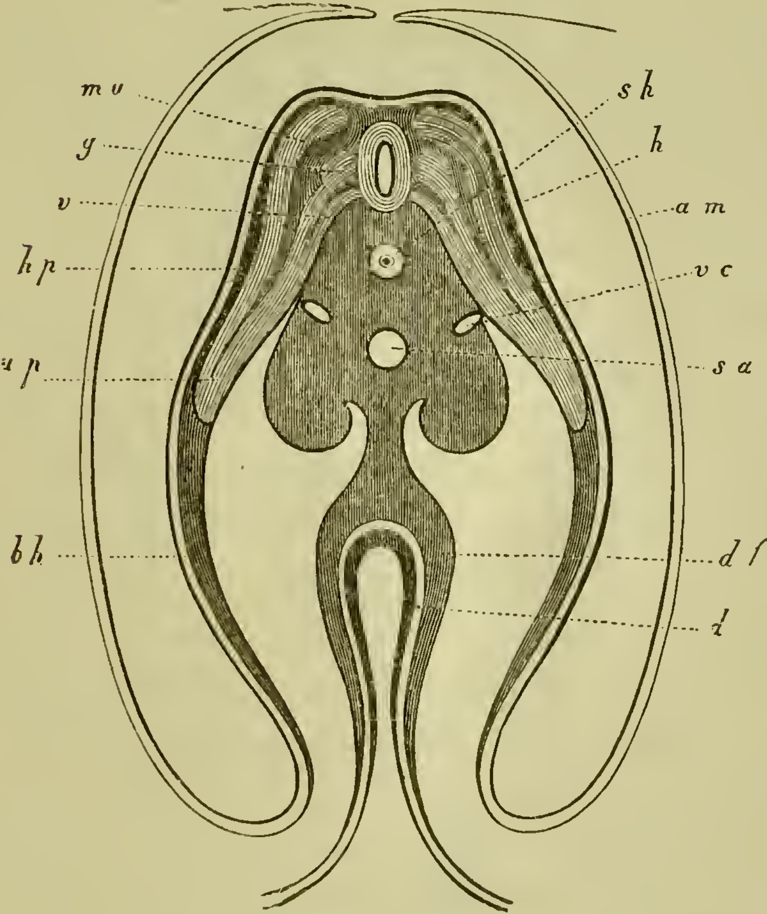


Fig. 141.

Bauchwand an (Fig. 132 *b*, Fig. 139 *hp*, Fig. 141 *bh*). Dieselbe bildet sich am flachen Keimschilde der Amnioten aus der oberen

Lamelle der „Parietal-Zone“, oder der „parietalen Lamelle der Seitenplatten“, welche von der Hornplatte überzogen ist. Rechte und linke Parietal-Platte krümmen sich nach unten gegen einander und wachsen in ähnlicher Weise rings um den Darm zusammen, wie der Darm selbst sich schloss. Der äussere Theil der Seitenplatten bildet die Bauchwand oder die untere Leibeswand, indem an der inneren Seite der vorhin berührten Amnionfalte sich beide Seitenplatten stärker krümmen und von rechts und links her einander entgegenwachsen. Während der Darmcanal sich schliesst, erfolgt gleichzeitig von allen Seiten her auch die Schliessung der Leibeswand. Also auch die Bauchwand, welche die ganze Bauchhöhle unten umschliesst, entsteht wieder aus zwei Hälften, aus den beiden gegen einander gekrümmten Seitenplatten. Diese wachsen von allen Seiten her gegen einander zusammen und vereinigen sich endlich in der Mitte im Nabel. Wir haben also eigentlich einen doppelten Nabel zu unterscheiden, einen inneren und einen äusseren. Der innere oder Darmnabel ist die definitive Verschlussstelle der Darmwand, durch welche die offene Communication zwischen der Darmhöhle und der Höhle des Dottersackes aufgehoben wird (Fig. 100). Der äussere oder Hautnabel ist die definitive Verschlussstelle der Bauchwand, welche auch beim erwachsenen Menschen äusserlich als Grube sichtbar ist. Jedesmal sind zwei secundäre Keimblätter bei der Verwachsung betheiligt; bei der Darmwand das Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt, bei der Bauchwand das Hautfaserblatt und Hautsinnesblatt.

Mit der Bildung des Darmnabels und dem Verschlusse des Darmrohres hängt die Bildung von zwei Höhlen zusammen, welche wir Kopfdarmhöhle und Beckendarmhöhle nennen. Da der Keimschild anfangs flach in der Wand der Keimblase liegt und sich von der letzteren erst allmählich abschnürt, wird zuerst sein vorderes und sein hinteres Ende selbstständig; hingegen bleibt der mittlere Theil der Bauchfläche durch den Dottergang oder Nabelgang (Fig. 142 *m*) mit dem Dottersack verbunden. Dabei tritt die Rückenfläche des Körpers stark gewölbt hervor; das Kopfende hingegen krümmt sich nach unten gegen die Brust, und ebenso hinten das Schwanzende gegen den Bauch. Das sehen wir sehr deutlich an der trefflichen alten, von Baer entworfenen schematischen Figur 142, einem medianen Längsschnitt durch den Hühner-Keim, in welchem der Rückenleib oder das Episoma schwarz gehalten ist. Der Embryo strebt gleichsam sich zusammenzurollen, wie ein Igel, der sich zum Schutze gegen seine Verfolger zusammen-

kugelt. Diese starke Rückenkrümmung ist durch das raschere Wachsthum der Rückenfläche bedingt und hängt unmittelbar mit der Abschnürung des Embryo vom Dottersack zusammen (Fig. 142). Am Kopfe tritt überhaupt keine Trennung des Hautfaserblattes von dem Darmfaserblatte ein, wie es am Rumpfe der Fall ist, vielmehr

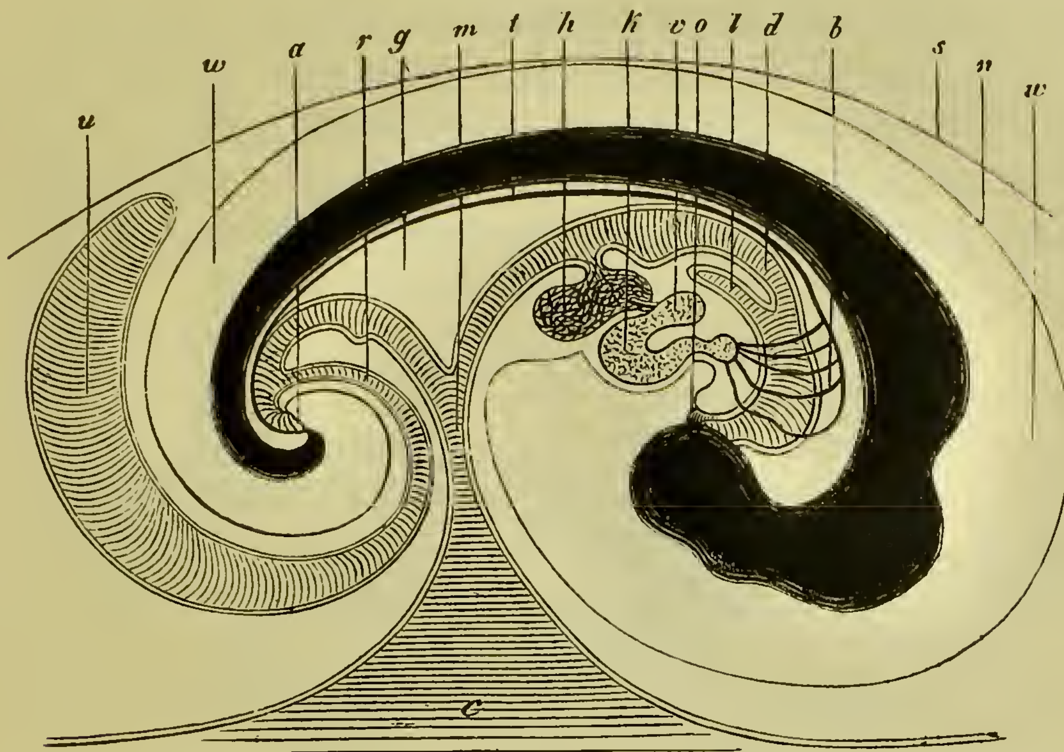


Fig. 142. **Medianer Längsschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (vom fünften Tage der Bebrütung), von der rechten Seite gesehen (Kopf rechts, Schwanz links). Rückenleib (Episoma) schwarz, mit convexer Rückenlinie. *d* Darm. *o* Mund. *a* After. *l* Lunge. *h* Leber. *g* Gekröse. *v* Herzvorkammer. *k* Herzkammer. *b* Arterienbogen. *t* Aorta. *c* Dottersack. *m* Dottergang. *u* Allantois. *r* Stiel der Allantois. *n* Amnion *w* Amnionhöhle (Amniocoel). *s* Seröse Hülle. (Nach Baer.)

bleiben beide als sogenannte „Kopfplatten“ verbunden. Indem nun diese Kopfplatten sich schon frühzeitig ganz von der Fläche des Fruchthofes ablösen, und zuerst nach unten gegen die Oberfläche der Keimdarmblase, dann nach hinten gegen deren Uebergang in die Darmrinne wachsen, entsteht inwendig im Kopftheile eine kleine Höhle, welche den vordersten, blind geschlossenen Theil des Darmes darstellt. Das ist die kleine Kopfdarmhöhle (Fig. 143, links von *d*); ihre Mündung in den Mitteldarm heisst die „vordere Darmpforte“ (Fig. 143, bei *d*). Sie entspricht dem Kiemendarm des *Amphioxus*, welcher nahezu die vordere Hälfte von dessen Körper einnimmt. In ganz ähnlicher Weise krümmt sich hinten das Schwanzende gegen die Bauchseite nach vorn um; die Darmwand umschliesst dann hinten eine ähnliche kleine Höhle, deren hinterstes Ende blind geschlossen ist, die Beckendarmhöhle. Ihre Mündung in den Mitteldarm heisst die „hintere Darmpforte“.

Der Embryo erlangt in Folge dieser Vorgänge eine Gestalt, welche man mit einem Holzpantoffel oder noch besser mit einem umgekehrten Kahne vergleicht. Stellen Sie sich einen Kahn oder eine Barke vor, deren beide Enden abgerundet und vorn und hinten mit einem kleinen Verdeck versehen sind; wenn Sie nun diesen Kahn umdrehen, so dass der gewölbte Kiel nach oben steht, so bekommen Sie ein anschauliches Bild von dieser „Kahnform" des Embryo (Fig. 142). Der nach oben gewendete convexe Kiel entspricht der Mittellinie des Rückens; die kleine Kammer unter dem Vorderdeck stellt die Kopfdarmhöhle, die kleine Kammer unter dem Hinterdeck die Beckendarmhöhle dar (vergl. Fig. 135, S. 308).

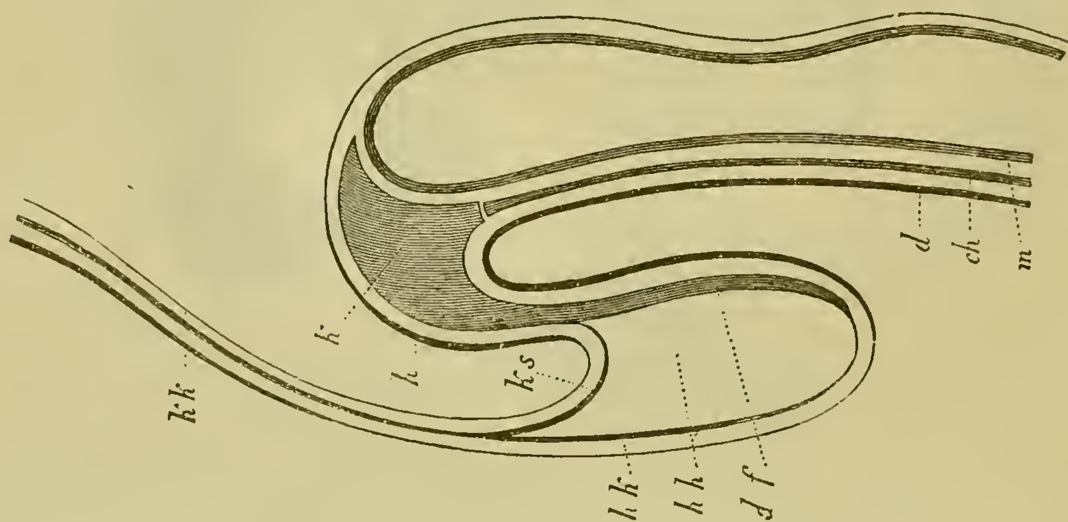


Fig. 143. **Längsschnitt durch die vordere Hälfte** eines Hühner-Embryo vom Ende des ersten Brüte-Tages (von der linken Seite gesehen). *k* Kopfplatten. *ch* Chorda. Oberhalb derselben das blinde vordere Ende des Markrohrs (*m*); unterhalb derselben die Kopfdarmhöhle, das blinde vordere Ende des Darmrohres. *d* Darmdrüsenblatt. *df* Darmfaserblatt. *h* Hornplatte. *hh* Herzhöhle. *hk* Herzkappe. *ks* Kopfscheide. *kk* Kopfkappe. Nach Remak.

Mit den beiden freien Enden drückt sich nun der Embryo gewissermaassen in die äussere Fläche der Keimblase hinein, während er mit dem mittleren Theile sich aus derselben heraushebt. So kommt es, dass nachher die Dotterblase nur als ein beutelförmiger Anhang erscheint, der aus dem mittleren Theile des Körpers heraushängt. Dieser Anhang, der dann immer kleiner wird, heisst später Nabelblase. (Vergl. Fig. 136, 137 *ds*; Fig. 141, und Taf. V, Fig. 14.) Die Höhle dieses Dottersackes oder die Höhle der Nabelblase communicirt mit der entstehenden Darmhöhle durch eine weite Verbindungs-Oeffnung, welche sich später zu einem engen langen Canale auszieht, dem Dottergang (*Ductus vitellinus*, Fig. 142 *m*). Wenn wir uns also in die Höhle des Dottersackes hineindenken, so können wir von da aus durch den Dottergang unmittelbar in den mittleren, noch weit offenen Theil des Darm-

canals hineingelangen. Gehen wir von da aus nach vorn in den Kopftheil des Embryo hinein, so gelangen wir in die Kopfdarmhöhle, deren vorderes Ende blind geschlossen ist. Gehen wir umgekehrt von der Mitte des Darms nach hinten in den Schwanztheil hinein, so kommen wir in die Beckendarmhöhle, deren hinteres Ende ebenfalls blind geschlossen ist. Die erste Anlage des Darmrohrs besteht also jetzt eigentlich aus drei verschiedenen Abschnitten: 1) der Kopfdarmhöhle, welche sich nach hinten (durch die vordere Darmpforte) in den Mitteldarm öffnet, 2) der Mitteldarmhöhle, welche sich nach unten (durch den Dottergang) in den Dottersack öffnet, und 3) der Beckendarmhöhle, welche sich nach vorn (durch die hintere Darmpforte) in den Mitteldarm öffnet.

Sie werden nun fragen: „Wo sind Mund- und Afteröffnung?“ Anfangs sind diese noch gar nicht vorhanden. Die ganze primitive Darmhöhle ist vollständig geschlossen und hängt nur in der Mitte durch den Dottergang mit der ebenfalls geschlossenen Höhlung der Keimdarmblase zusammen (Fig. 135). Die beiden späteren Oeffnungen des Darmcanals, die Afteröffnung ebenso wie die Mundöffnung, bilden sich erst secundär, von aussen, und zwar von der äusseren Haut her. Es entsteht nämlich in der Hornplatte, an der Stelle, wo später der Mund liegt, eine grubenförmige Vertiefung von aussen her, welche immer tiefer und tiefer wird und dem blinden Vorderende der Kopfdarmhöhle entgegenwächst: das ist die Mundgrube. Ebenso entsteht hinten in der äusseren Haut, an der Stelle, wo sich später der After befindet, eine grubenförmige Vertiefung, welche immer tiefer wird und dem blinden Hinterende der Beckendarmhöhle entgegenwächst: die Aftergrube. Zuletzt berühren diese Gruben mit ihren innersten, tiefsten Theilen die beiden blinden Enden des primitiven Darmcanals, so dass sie nur noch durch eine dünne häutige Scheidewand von ihnen getrennt sind. Endlich wird diese dünne Haut durchbrochen, und nunmehr öffnet sich das Darmrohr vorn durch die Mundöffnung, wie hinten durch die Afteröffnung nach aussen (Fig. 136, 142). Anfangs haben wir also, wenn wir von aussen in jene Gruben eindringen, wirklich eine Scheidewand vor uns, welche dieselben von der Höhlung des Darmcanals trennt, und erst später verschwindet dieselbe. Mund- und Afteröffnung bilden sich bei allen Wirbelthieren erst secundär.

Der Rest der Keimdarmblase, den wir als Nabelblase oder Dottersack bezeichnet haben, wird mit der Ausbildung des Darmes immer kleiner und hängt zuletzt nur noch wie ein kleines Beu-

telchen an einem dünnen Stiele, dem Dottergang, aus der Mitte des Darmes heraus (Fig. 137 *ds*). Dieser Dottergang besitzt keine bleibende Bedeutung und wird späterhin gleich dem Dottersack selbst völlig rückgebildet und aufgezehrt. Sein Inhalt wird in den Darm aufgenommen, während der Dottergang selbst zuwächst. Die Stelle, wo er sich am Darm ansetzt, ist der „Darmnabel". Hier erfolgt zuletzt der völlige Verschluss des Darmes. (Vergl. den XV. Vortrag und Taf. V, Fig. 14, 15.)

Während dieser wichtigen Vorgänge, die zur Bildung der Darmwand und Bauchwand führen, erscheinen am Keimschilde der Amnioten auch noch einige andere bedeutende Veränderungen. Diese betreffen namentlich die Urnierengänge und die ersten Blutgefässe. Die Urnierengänge, welche anfangs ganz oberflächlich unter der Hornplatte oder Oberhaut liegen (Fig. 131 *ung*), rücken bald in Folge besonderer Wachsthumsverhältnisse tief nach innen hinein (Fig. 138—140 *ung*). Der Weg, den sie dabei nehmen, entspricht der Grenze zwischen Rückenleib (*Episoma*) und Bauchleib (*Hyposoma*) (Vergl. Fig. 99.) Während sie also zwischen Stammzone und Parietalzone des Amnioten-Keimschildes hindurchtreten, entfernen sie sich immer mehr von ihrer Ursprungsstätte, der Hornplatte, und nähern sich dem Darmdrüsenblatte. Zuletzt liegen sie tief inwendig, beiderseits des Mesenterium, unterhalb der Chorda (Fig. 140 *ung*). Gleichzeitig verändern auch die beiden primitiven Aorten ihre Lage (vergl. Fig 131—140 *ao*); sie wandern nach innen unter die Chorda und verschmelzen hier schliesslich zur Bildung einer einzigen secundären Aorta, welche unter der Wirbelsäulen-Anlage sich befindet (Fig. 140 *ao*). Auch die Cardinal-Venen, die ersten venösen Blutgefäss-Anlagen, rücken weiter nach innen hinein und liegen später unmittelbar über den Urnieren (Fig. 140 *vc*). Ebendaselbst, und zwar an der inneren Seite der Urnieren, wird bald die erste Anlage der Geschlechtsorgane sichtbar. Der wichtigste Theil dieses Apparates (abgesehen von allen Anhängen) ist beim Weibe der Eierstock, beim Manne der Testikel oder Hoden. Beide entwickeln sich aus einem kleinen Theile des Coelom-Epithels, der Zellenbekleidung der Leibeshöhle, und zwar dort, wo sich Hautfaserblatt und Darmfaserblatt berühren. Erst secundär tritt diese Keimdrüse in Verbindung mit den Urnierengängen, welche in ihrer nächsten Nähe liegen und sich in höchst wichtige Beziehungen zu ihr setzen. (Vergl. den XXIX. Vortrag und Taf. IV, Fig. 4—8, S. 320.)

Zwölfte Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung des Wirbelthierkörpers aus Rückenleib und Bauchleib, Kopfhälfte und Rumpfhälfte.

Rückenleib und Bauchleib. Episoma und Hyposoma.	**Kopf und Rumpf.** Caput und Truncus.	**Schädellose.** Acrania.	**Schädelthiere.** Craniota.
I. Rückenleib. **Episoma** (= Rückenschild oder Notaspis beim Amnioten-Keim).	I. A. Kopfhälfte des Rückenleibes. **(Episoma capitale).**	a. Einfache Urhirnblase. b. Drei Paar einfache Sinnesorgane. c. Kein Urschädel.	a. Gehirn (mit fünf Hirnblasen). b. Drei Paar zusammengesetzte Sinnesorgane. c. Knorpeliger Urschädel.
„Stammzone" (= Urwirbelplatten) (Animale Hemisphäre der Amphigastrula Fig. 41—48, S. 188). Neural-Gebiet.	I. B. Rumpfhälfte des Rückenleibes **(Episoma truncale).**	a. Rückenmark. b. Einfache ungegliederte Perichorda. c. Dorsale Rumpfmuskeln mit Myocoel.	a. Rückenmark. b. Segmentale Wirbelsäule. c. Dorsale und ventrale Rumpfmuskeln ohne Myocoel.

Horizontales Frontal-Septum zwischen Episom und Hyposom: Axial die endoblastische Chorda, lateral die ektoblastischen Vornieren-Gänge.

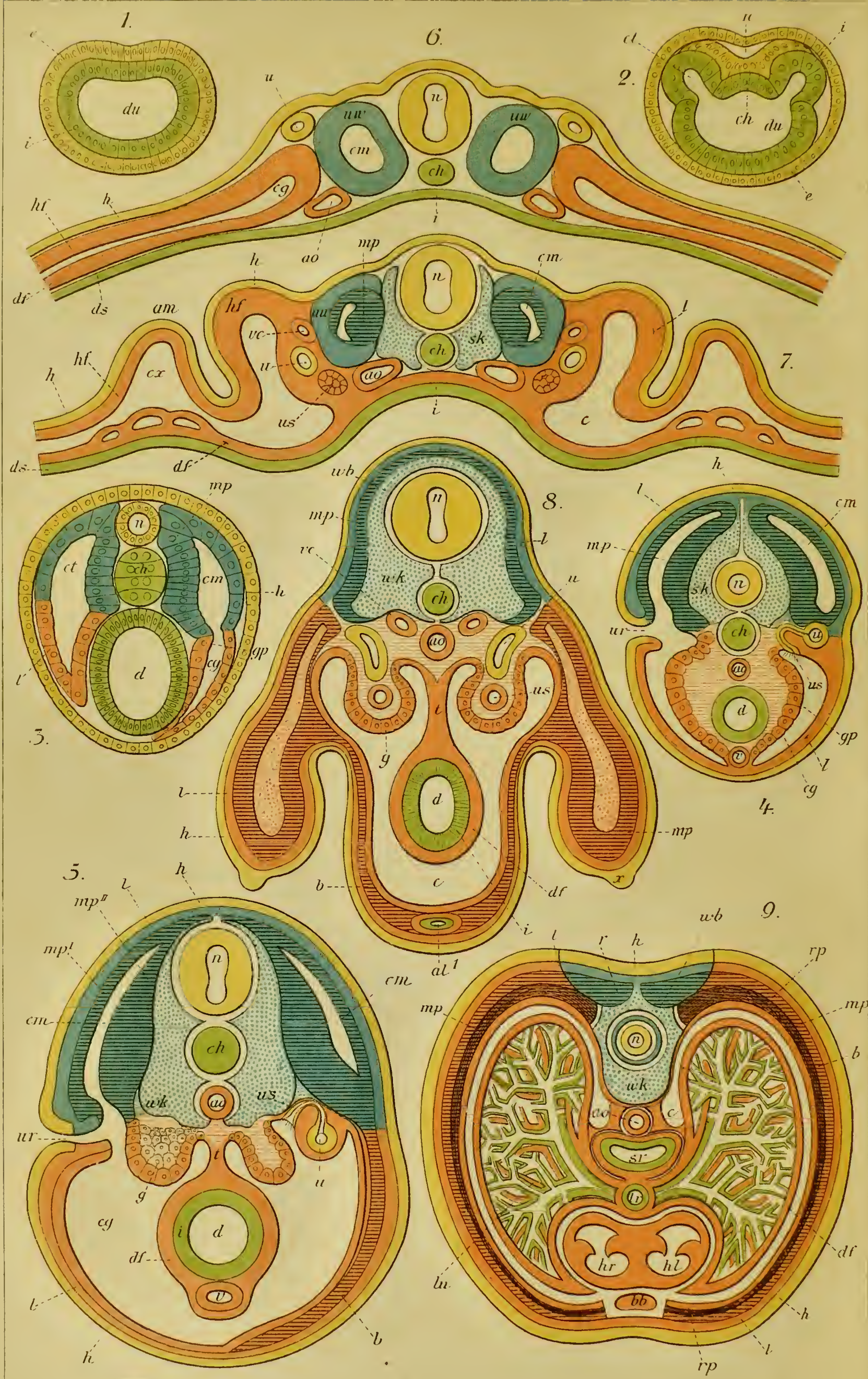
II. Bauchleib. **Hyposoma** (= Seitenplatten und Dottersack nebst Allantois beim Amnioten-Keim).	II. A. Kopfhälfte des Bauchleibes **(Hyposoma capitale).**	a. Kopfwand permanent mit zahlreichen Kiemenspalten. b. Segmentale Pronephridien. c. Mundhöhle. Kiemendarm und Hypobranchial-Rinne. Weder Schwimmblase noch Lunge. — Einkammeriges Herz.	a. Kopfwand embryonal mit fünf bis sieben Paar Kiemenspalten. b. Kopfnieren (Pronephros). c. Mundhöhle. Schlund (Rachenhöhle) und Thyreoidea. Schwimmblase oder Lunge. — Mehrkammeriges Herz.
„Parietalzone" (= Seitenplatten). (Vegetale Hemisphäre der Amphigastrula Fig. 41—48, S. 188). Gastral-Gebiet.	II. B. Rumpfhälfte des Bauchleibes **(Hyposoma truncale).**	a. Bauchwand (Bauchplatten) (Parietalblatt der Hyposomiten). b. Viele segmentale Pronephridien. c. Viele segmentale Gonaden. d. Magen. Einfache Leberschläuche. Dünndarm. After.	a. Bauchwand. Bauchplatten (Parietalblatt der Seitenplatten). b. Ein Paar compacte Nieren. c. Ein Paar Gonaden. d. Magen. Compacte Leber. Pancreas. Dünndarm. Dickdarm. After.

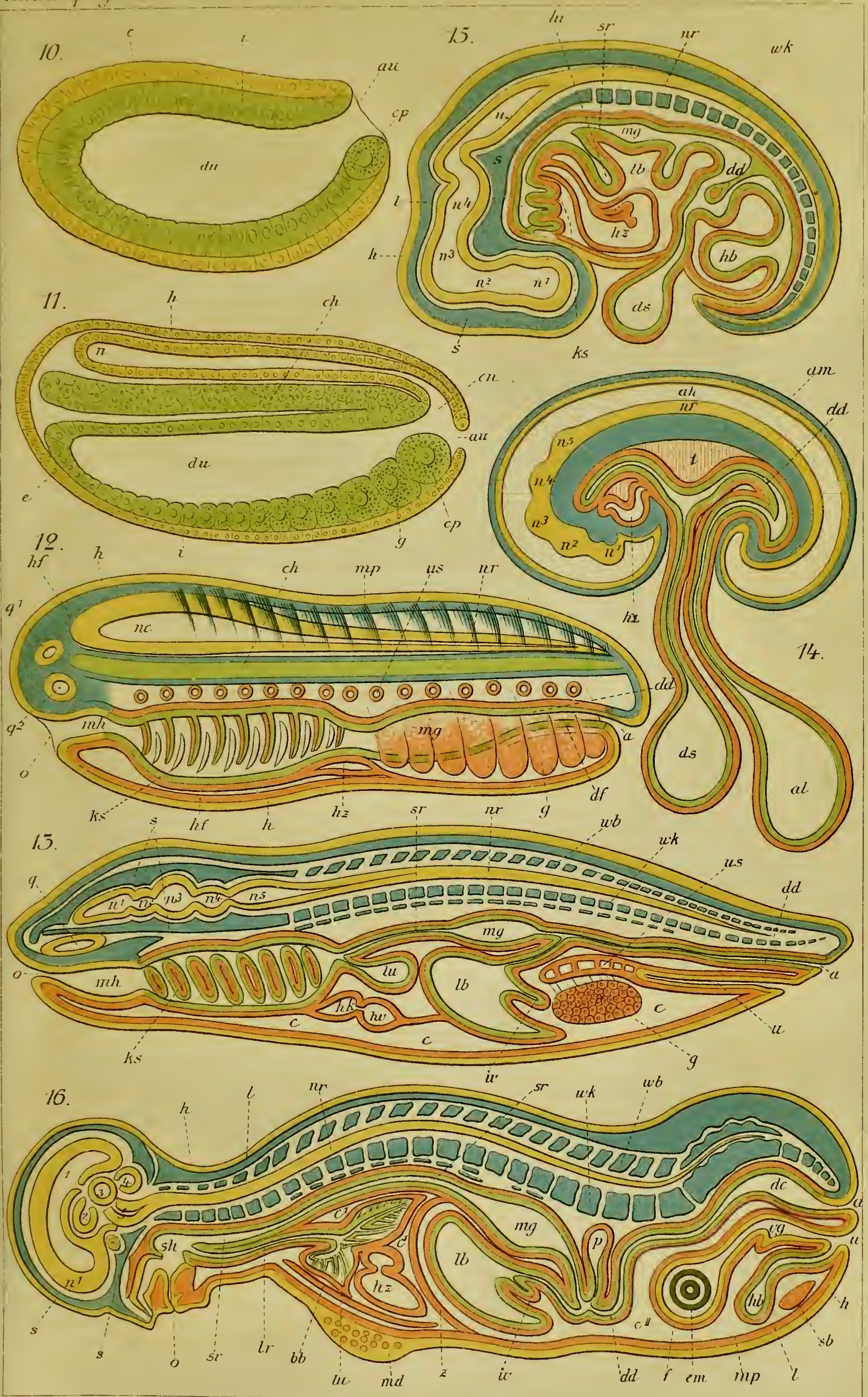
Alphabetisches Verzeichniss

über die Bedeutung der Buchstaben auf Taf. IV und V.

(*NB.* Das Exoderm (Hautsinnesblatt) ist durch orange, das dorsale Mesoderm durch blaue, das ventrale Mesoderm durch rothe und das Entoderm (Darmdrüsenblatt) durch grüne Farbe bezeichnet.)

a Afteröffnung (*anus*).
ah Amnionhöhle (Fruchtwasserblase).
al Allantois (Harnsack).
am Amnion (Wasserhaut).
ao Aorta.
au Urmund (Prostoma).
b Bauchmuskeln.
bb Brustbein (*sternum*).
c Leibeshöhle (*coeloma*).
$c_{,}$ Brusthöhle (*cavitas pleurae*).
$c_{,,}$ Bauchhöhle (*cavitas peritonei*).
cg Gonocoel (Ventral-Coelom).
ch Axenstab (*chorda*).
cm Myocoel (Dorsal-Coelom).
cn Markdarmgang (*canalis neurentericus*).
ct Coelom-Taschen.
cp Coelom-Polzellen (Ur-Mesodermzellen).
cx Serocoel (Extrafötal-Coelom).
d Darmrohr (*tractus*).
dc Dickdarm (*colon*).
dd Dünndarm (*ileum*).
df Darmfaserblatt.
ds Dottersack (Nabelblase).
du Urdarm.
e Exoderm.
em Embryo oder Keim.
f Fruchtbehälter (*uterus*).
g Geschlechtsdrüsen (Gonaden).
gp Geschlechtsplatte (Keim-Epithel).
h Hornplatte (*lamella cornualis*).
hb Harnblase (*vesica urinae*).
hf Hautfaserblatt.
hk Herzkammer (*ventriculus*).
hl Linkes (arterielles) Herz.
hr Rechtes (venöses) Herz.
hv Herzvorkammer (*atrium*).
hz Herz (*cor*).
i Entoderm.
iv Gallenblase (*vesica fellea*).
k Keimdrüsen (Geschlechtsdrüsen).
ks Kiemenspalten (Schlundspalten).
l Lederplatte (*corium*).
lb Leber (*hepar*).
lr Luftröhre (*trachea*).
lu Lunge (*pulmo*).
md Milchdrüse (*mamma*).
mg Magen (*stomachus*).
mh Mundhöhle.
mp Muskelplatte (*muscularis*).
n Nervenrohr (Medullarrohr).
n_1 Vorderhirn (Grosshirn).
n_2 Zwischenhirn (Sehhügel).
n_3 Mittelhirn (Vierhügel).
n_4 Hinterhirn (Kleinhirn).
n_5 Nachhirn (Nackenmark).
nc Gehirn.
nr Rückenmark (*medulla spinalis*).
o Mundöffnung (*osculum*).
p Bauchspeicheldrüse (*pancreas*).
q Sinnesorgane
r Rückenmuskeln.
rp Rippen (*costae*).
s Schädel (*cranium*).
sb Schambein (*os pubis*).
sh Schlundhöhle (*pharynx*).
sk Skelet-Platte.
sr Speiseröhre (*oesophagus*).
t Gekröse (*mesenterium*).
u Vornierengang (*Nephroductus*).
us Vornieren-Röhren (*Pronephridia*).
ur Vornieren-Rinne (*Nephrosulcus*).
uw Ursegmente (Urwirbel, Somiten).
v Urvene (Darmvene).
vc Cardinal-Venen.
vg Scheidencanal (*vagina*).
w Wirbel (*vertebra*).
wb Wirbelbogen.
wk Wirbelkörper.
x Beine (Gliedmaassen).
z Zwerchfell (*diaphragma*).


1.
e
du
i
2.
d
u
i
ch
du
e
3.
mp
n
ch
ct
cm
h
gp
cg
d
l
4.
h
l
cm
mp
sk
n
ch
ur
u
ao
us
d
gp
v
l
cg
5.
h
l
mp
mp
cm
cm
n
ch
wk
ao
us
ur
t
g
u
cg
d
i
df
v
l
b
h
6.
u
n
uw
uw
cm
ch
cg
hf
h
i
ao
df
ds
7.
mp
h
cm
n
am
hf
au
vc
sk
ch
l
hf
u
cx
ao
h
us
i
c
ds
df
8.
wb
n
mp
l
vc
wk
ch
u
ao
us
t
g
d
l
h
mp
b
c
df
x
i
al
9.
wb
l
r
h
rp
mp
mp
n
b
wk
ao
c
sr
lr
df
hr
hl
lu
bb
h
l
rp



E. Haeckel del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena.

Erklärung von Tafel IV und V.

Die beiden Tafeln IV und V sollen den Aufbau des menschlichen Körpers aus den Keimblättern theils ontogenetisch, theils phylogenetisch erläutern; Taf. IV enthält nur schematische Querschnitte (durch die Pfeilaxe und die Queraxe); Taf. V enthält nur schematische Längsschnitte (durch die Pfeilaxe und die Längsaxe), von der linken Seite betrachtet. Ueberall sind die beiden primären Keimblätter und ihre Producte durch dieselben Farben bezeichnet, und zwar das Hautsinnesblatt orange, das Darmdrüsenblatt grün. Das Mesoderm und seine Producte sind im Episoma oder Rückenleibe blau, hingegen im Hyposoma oder Bauchleibe roth angegeben. Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe. In allen Figuren ist die Rückenfläche des Körpers nach oben, die Bauchfläche nach unten gekehrt.

Taf. IV. Schematische Querschnitte durch Wirbelthiere.

Fig. 1. **Querschnitt durch die Gastrula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*, vgl. Fig. 10, Taf. V, Längsschnitt, und Fig. 38, 39, S. 167). Der ganze Körper ist Darmrohr (*d*); die Wand desselben besteht nur aus den beiden primären Keimblättern.

Fig. 2. **Querschnitt durch die Coelomula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*) im Beginne der Coelomation. Die Rückenwand des Urdarms (*du*) sondert sich in die Anlage der medianen Chorda (*ch*) und der paarigen Coelom-Taschen (*ct*). Das Nervenrohr (*n*) beginnt sich von der Hornplatte (*e*) abzuschnüren.

Fig. 3. **Querschnitt durch die Chordula** (Fig. 80—83, S. 232). Die axiale Chorda (*ch*) liegt zwischen dem dorsalen Nervenrohr (*n*) und dem ventralen Darmrohr (*d*). Die Coelom-Tasche ist in der linken (jüngeren) Hälfte noch einfach (*ct*); in der rechten (älteren) Hälfte wird sie durch die Seitenfurche in eine dorsale Muskeltasche (Myocoel, *cm*) und eine ventrale Geschlechtstasche (Gonocoel, *cg*) geschieden. *mp* Muskelplatte. *gp* Geschlechtsplatte. *l* Lederplatte. *h* Hornplatte (Oberhaut).

Fig. 4. **Querschnitt durch ein ideales Urwirbel-Thier** (*Prospondylus* oder *Vertebraea*, S. 256). Die Coelom-Tasche ist in der linken (jüngeren) Hälfte noch einfach und öffnet sich nach aussen durch ein Vornieren-Canälchen (*us*) in die laterale Vornieren-Rinne (*ur*); in der rechten (älteren) Hälfte ist ihr Dorsal-Theil als Muskeltasche (*cm*) geschieden vom Ventraltheil als Geschlechtstasche (*cg*); letztere mündet durch ein Vornieren-Canälchen (*us*) in den Vornierengang (*u*), der sich von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt hat. Rechte und linke Leibeshöhle sind noch getrennt. In der Darmfaserwand zeigen sich die ersten Blutgefässe, oben die Urarterie (Aorta, *ao*), unten die Urvene (Principal-Vene oder Subintestinal-Vene *v*). *ch* Chorda. *n* Markrohr. *d* Darmrohr. *gp* Geschlechtsplatte. *mp* Muskelplatte. *l* Lederplatte. *h* Hornplatte.

Fig. 5. **Querschnitt durch einen Urfisch-Keim** (Selachier-Embryo). Die Verhältnisse der Zusammensetzung sind fast dieselben, wie bei dem vorhergehenden Querschnitte des Urwirbelthieres (Fig. 4); nur sind unten bereits rechte und linke Coelom-Tasche zusammengeflossen. Dadurch ist eine einfache Leibeshöhle entstanden (Metacoel oder Pleuroperitoneal-Höhle). Auch ist die Skeletplatte (aus dem Medial-Theil der dorsalen Coelom-Tasche entstanden) mehr entwickelt, und bildet selbstständige „Urwirbel-Hälften" (*wk*). Wie in Figur 4, so ist auch in Fig. 5 hypothetisch angenommen, dass sich das Coelom ursprünglich durch segmentale Canälchen (Pronephridien) nach aussen öffnet (links!), während später (rechts!) dorsale und ventrale Coelomtaschen sich vollständig abschnüren.

Fig. 6. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Amnioten** (oder höheren Wirbelthieres), mit der Anlage der ältesten Organe. (Vergl. den Querschnitt des Hühnchenkeims vom zweiten Brütetage, Fig. 131, S. 305). Das Markrohr (*n*) und die Urnierengänge (*u*) sind von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt. Beiderseits der Chorda (*ch*) haben sich die Urwirbel (*uw*) und die Seitenblätter differenzirt. Zwischen dem Hautfaserblatte (*hf*) und dem Darmfaserblatte (*df*) ist die erste Anlage der Leibeshöhle oder des Coeloms sichtbar (*cg*); darunter die beiden primitiven Aorten (*ao*).

Fig. 7. **Querschnitt durch die Keimscheibe desselben Amnioten** etwas weiter entwickelt als Fig. 3. (Vergl. den Querschnitt des Hühnchenkeims vom dritten Brütetage, Fig. 138, S. 312). Markrohr (*n*) und Chorda (*ch*) beginnen bereits von den Urwirbeln (*uw*) umschlossen zu werden. Die Urnierengänge (*u*) sind durch die Lederplatte (*l*) schon vollständig von der Hornplatte (*h*) getrennt. *c* Leibeshöhle. *ao* Aorten. Das Hautblatt erhebt sich rings um den Embryo als Amnionfalte (*am*); dadurch entsteht ein Hohlraum zwischen Amnionfalte und Dottersack-Wand (*ds*), das Pericoel (Serocoelom) oder Extrafetal-Coelom (*cx*).

Fig. 8. **Querschnitt durch die Beckengegend** und die Hinterbeine vom Embryo eines Amnioten (oder höheren Wirbelthieres). (Vergl. den Querschnitt eines Hühnchen-Keimes vom fünften Brütetage, Fig. 168 S. 349.) Das Markrohr (*n*) ist bereits ganz von beiden Bogen-Hälften des Wirbels (*wb*) umschlossen, ebenso die Chorda und ihre Scheide von beiden Hälften des Wirbelkörpers (*wk*). Die Lederplatte (*l*) hat sich ganz von der Muskelplatte (*mp*) gesondert. Die Hornplatte (*h*) ist an der Spitze der Hinterbeine (*x*) stark verdickt. Die Geschlechtsleisten (*g*) ragen weit in die Leibeshöhle (*c*) vor, und liegen ganz nahe dem Vornierengang (*u*). Das Darmrohr (*d*) ist durch ein Gekröse (*t*) unterhalb der Haupt-Aorta (*t*) und der beiden Cardinalvenen (*n*) an der Rückenfläche der Leibeswand befestigt. Unten ist mitten in der Bauchwand der Stiel der Allantois sichtbar (*al*).

Fig. 9. **Querschnitt durch den Brustkorb des Menschen** (Schematisch). Das Markrohr (*n*) ist vom entwickelten Wirbel (*w*) ringförmig umschlossen. Von dem Wirbel geht rechts und links eine bogenförmige Rippe ab, welche die Brustwand stützt (*rp*). Unten auf der Bauchfläche liegt zwischen rechter und linker Rippe das Brustbein oder Sternum (*bb*). Aussen über den Rippen (und den Zwischenrippenmuskeln) liegt die äussere Haut, gebildet aus der Lederplatte (*l*) und der Hornplatte (*h*). Die Brusthöhle (oder der vordere Theil des Coeloms, *c*), ist grösstentheils von den beiden Lungen (*lu*) eingenommen, in welchen sich baumförmig die Luftröhrenäste verzweigen. Diese münden alle zusammen in die unpaare Luftröhre (*lr*), welche weiter oben am Halse in die Speiseröhre (*sr*) einmündet. Zwischen Darmrohr und Wirbelsäule liegt die Aorta (*t*). Zwischen Luftröhre und Brustbein liegt das Herz, durch eine Scheidewand in zwei Hälften getrennt. Das linke Herz (*hl*) enthält nur arterielles, das rechte

(*hr*) nur venöses Blut. Jede Herzhälfte zerfällt durch ein Klappenventil in eine Vorkammer und eine Kammer. Das Herz ist hier schematisch in der (phylogenetisch) ursprünglichen symmetrischen Lagerung (in der Mitte der Bauchseite) dargestellt. Beim entwickelten Menschen und Affen liegt das Herz unsymmetrisch und schief, mit der Spitze nach links.

Taf. V. Schematische Längsschnitte durch Wirbelthiere.

Alle Längsschnitte der Taf. V sind von der linken Seite gesehen.

Fig. 10. **Längsschnitt durch die Gastrula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*, vergl. Fig. 1, Taf. IV, Querschnitt, und Fig. 38, 39, S. 167.) Die Urdarmhöhle (*d*) öffnet sich hinten durch den Urmund (*au*). Der Körper besteht bloss aus den beiden primären Keimblättern. Am Bauchrande des Urmundes ist eine von den beiden grossen Polzellen des Mesoderms sichtbar. (Coelom-Polzellen, *cp*.)

Fig. 11. **Längsschnitt durch die Chordula** (Fig. 80—83, S. 232). Das dorsale Markrohr (*n*) ist hinten durch den neurenterischen Canal (*cn*) mit dem Darmrohr (*du*) verbunden; zwischen beiden liegt die axiale Chorda (*ch*).

Fig. 12. **Seiten-Ansicht eines Urwirbelthieres** (*Prospondylus*, Fig. 95—99, S. 256); von der linken Seite. Die axiale Chorda (*ch*) trennt Episom und Hyposom. In der Kopf-Hälfte ist oben das Gehirn (*nc*), unten der Kiemendarm (*ks*) sichtbar, mit 8 Paar Kiemenspalten; in der Rumpfhälfte oben das Rückenmark (*nr*) und die Muskelplatten (*mp*); unten die segmentalen Gonaden (*g*). *a* After. *o* Mund. *mh* Mundhöhle. *q* Sinnesorgane. *hz* Herz.

Fig. 13. **Längsschnitt durch einen Urfisch** (*Proselachius*), einen nächsten Verwandten der heutigen Haifische und hypothetischen Vorfahren des Menschen. (Die Flossen sind fortgelassen.) Das Markrohr hat sich in die fünf primitiven Hirnblasen (n_1—n_5) und in das Rückenmark (*nr*) gesondert (vergl. Fig. 15 und 16). Das Gehirn ist vom Schädel (*s*), das Rückenmark vom Wirbelcanal umschlossen (über dem Rückenmark die Wirbelbogen, *wb*; unter demselben die Wirbelkörper *wk*; unter letzteren ist der Ursprung der Rippen angedeutet). Vorn hat sich aus der Hornplatte ein Sinnesorgan entwickelt (*q*). Das Darmrohr (*d*) hat sich in folgende Theile gesondert: Mundhöhle (*mh*), Schlundhöhle mit sechs Paar Kiemenspalten (*ks*), Schwimmblase (= Lunge, *lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*) mit der Gallenblase (*i*), Dünndarm (*dd*) und Mastdarm mit der Afteröffnung (*a*). Unter dem Enddarm liegt die Geschlechtsdrüse (*g*), höher die Urniere (*un*). Unter der Schlundhöhle liegt das Herz, mit Vorkammer (*hv*) und Herzkammer (*hk*).

Fig. 14. **Längsschnitt durch den Embryo eines Amnioten** (oder höheren Wirbelthieres), um das Verhalten des Darmrohres zu den Anhängen zu zeigen. In der Mitte tritt aus dem Darmrohr der langgestielte Dottersack (oder die Nabelblase) hervor (*ds*); ebenso ragt hinten aus dem Darm die langgestielte Allantois hervor (*al*). Unter dem Vorderdarm das Herz (*hz*). *ah* Amnionhöhle. Der ventrale Theil des Amnion (*ah*) umfasst scheidenartig die Stiele des Lecithom und der Allantois (Nabelstrang).

Fig. 15. **Längsschnitt durch einen menschlichen Embryo** von fünf Wochen (vergl. Fig. 14). Das Amnion und die Placenta nebst dem Urachus ist weggelassen. Das Markrohr hat sich in die fünf primitiven Hirnblasen (n_1—n_5) und das Rückenmark (*nr*) gesondert (vergl. Fig. 13 und 16). Das Gehirn umgiebt der Schädel (*s*); unter dem Rückenmark die Reihe der Wirbelkörper (*wk*). Das Darmrohr hat sich in folgende Abschnitte differenzirt: Schlundhöhle mit drei Paar Kiemenspalten (*ks*), Lunge

(*lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*), Dünndarmschlinge (*dd*), in welche der Dottersack (*ds*) einmündet, Harnblase (*hb*) und Mastdarm. *hz* Herz. Der Rest des Schwanzes ist noch deutlich sichtbar.

Fig. 16. **Längsschnitt durch ein erwachsenes menschliches Weib.** Alle Theile sind vollständig entwickelt, um jedoch klar die Verhältnisse der Lagerung und der Beziehung zu den vier secundären Keimblättern darzustellen, schematisch reducirt und vereinfacht. Am Gehirn haben sich die fünf ursprünglichen Hirnblasen (Fig. 15 n_1—n_5) in der nur den höheren Säugethieren eigenthümlichen Weise gesondert und umgebildet: n_1 Vorderhirn oder Grosshirn (alle übrigen vier Hirnblasen überwiegend und bedeckend); n_2 Zwischenhirn oder Sehhügel; n_3 Mittelhirn oder Vierhügel; n_4 Hinterhirn oder Kleinhirn; n_5 Nachhirn oder Nackenmark, übergehend in das Rückenmark (*nr*). Das Gehirn ist vom Schädel (*s*), das Rückenmark vom Wirbelcanal umschlossen; über dem Rückenmark die Wirbelbogen und Dornfortsätze (*wb*), unter demselben die Wirbelkörper (*wk*). Das Darmrohr hat sich in folgende hinter einander gelegene Theile gesondert: Mundhöhle, Schlundhöhle (in der früher die Kiemenspalten, *ks*, sich befanden), Luftröhre (*lr*) mit Lunge (*lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*) mit Gallenblase (*iv*), Bauchspeicheldrüse oder Pancreas (*p*), Dünndarm (*dd*) und Dickdarm (*dc*), Mastdarm mit After (*a*). Die Leibeshöhle oder das Coelom (*c*) ist durch das Zwerchfell (*z*) in zwei getrennte Höhlen zerfallen, in die Brusthöhle (*c*,), in welcher vor den Lungen das Herz liegt (*hz*), und in die Bauchhöhle, in welcher die meisten Eingeweide liegen. Vor dem Mastdarm liegt die weibliche Scheide (*vg*), welche in den Fruchtbehälter führt (Uterus oder Gebärmutter, *f*); in diesem entwickelt sich der Embryo, hier angedeutet durch eine kleine Keimblase (*em*). Zwischen Fruchtbehälter und Schambein (*sb*) liegt die Harnblase (*hb*), der Rest des Allantois-Stieles. Die Hornplatte (*h*) überzieht den ganzen Körper als Oberhaut und kleidet auch die Mundhöhle, die Afterhöhle und die Höhle der Scheide und des Fruchtbehälters aus. Ebenso ist die Milchdrüse (die Brustdrüse oder Mamma, *md*) ursprünglich aus der Hornplattegebildet.

Vierzehnter Vortrag.

Die Gliederung der Person.

„Für die Gesammtorganisation der Wirbelthiere ist das Auftreten eines inneren Skeletes in bestimmten Lagerungs-Beziehungen zu den übrigen Organ-Systemen, sowie die Gliederung des Körpers in gleichwerthige Abschnitte hervorzuheben. Diese Metamerenbildung äussert sich mehr oder minder deutlich an den meisten Organen, und durch ihre Ausdehnung auf das Axen-Skelet gliedert sich auch dieses allmählich in einzelne Abschnitte, die Wirbel. Diese sind aber nur als der theilweise Ausdruck einer Gesammtgliederung des Körpers anzusehen, die insofern wichtiger ist, als sie früher auftritt als am anfänglich ungegliederten Axen-Skelete. Sie kann daher als primitive oder Urwirbelbildung aufgefasst werden, an welche die Gliederung des Axen-Skelets als secundäre Wirbelbildung sich anschliesst."

Carl Gegenbaur (1870).

Wirbelthiere und Gliederthiere. Metameren und Somiten. Kopfsegmente und Rumpfsegmente. Gliederung der Acranier und Cranioten. Episomiten (Myotome und Sklerotome). Hyposomiten (Nephrotome und Gonotome). Ursprüngliche Gliederung der Leibeshöhle.

Inhalt des vierzehnten Vortrages.

Metamerie oder Gliederung des höheren Thier-Körpers; Zerfall in eine Kette von Segmenten oder Folgestücken. Innere Gliederung der Wirbelthiere und äussere Segmentation der Gliederthiere ähnlich, aber grundverschieden. Beginn der Gliederung der Amnioten in der Mitte des Keimschildes. Zunahme der Somiten oder Ursegmente von vorn nach hinten. Ihre Zahl beim Menschen. Kopfsegmente und Rumpfsegmente. Gliederung des Amphioxus. Abschnürung der Somiten oder der einzelnen Ursegmente vom Vorderende der Coelom-Taschen. Theilung jedes Ursegmentes in eine dorsale Hälfte (Myotom) und eine ventrale Hälfte (Gonotom). Segmentirung der Cranioten: Segmentale Urwirbelplatten und ungegliederte Seitenplatten. Differenzirung der Metameren bei den Fischen, Amphibien und Amnioten. Segmentirung des Episoma und Hyposoma. Ursprüngliche Metamerie der Gonaden und Nephridien. Gliederung des Kopfdarms: Kiemenspalten und Kiemenbogen. Primäre und secundäre Metamerie. Monomere Organe: Herz, Lunge, Leber, Sinnesorgane, Gliedmaassen. Aehnlichkeit der Wirbelthier-Embryonen.

Litteratur:

Johannes Müller, 1835—1845. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Carl Gegenbaur, 1858. *Grundzüge der vergleichenden Anatomie.* (*II. Aufl.* 1870.)

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Structurlehre oder Individualitätslehre.* (*III. Buch der Generellen Morphologie.*)

Carl Gegenbaur, 1872. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*III. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere.*)

Robert Wiedersheim, 1884. *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*II. Aufl.* 1888.)

Carl Gegenbaur, 1887. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes.* (*Morphol. Jahrb. Bd. XIII.*)

Eduard Meyer, 1890. *Abstammung der Anneliden.* (*Biol. Centralbl. X*, 10.)

XIV.

Meine Herren!

Der Stamm der Wirbelthiere, aus welchem unser Geschlecht als eine der jüngsten und vollkommensten Früchte des biogenetischen Natur-Processes entsprossen ist, wird mit Recht an die Spitze des Thierreichs gestellt. Dieser Vorrang gebührt ihm nicht allein desshalb, weil thatsächlich der Mensch alle anderen Thiere weit überflügelt und sich zum „Herrn der Schöpfung" emporgeschwungen hat; sondern auch weil der Organismus der Wirbelthiere an Körpergrösse, an Zusammensetzung des Körperbaues und Vollkommenheit der Lebensthätigkeiten alle anderen Thierstämme bei weitem übertrifft. Sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung erhebt sich das Phylum der Vertebraten hoch über alle übrigen, die „wirbellosen Thiere".

Nur ein einziger unter den zwölf Stämmen des Thierreichs kann sich in vieler Beziehung mit dem der Wirbelthiere messen und erreicht in manchen Punkten eine ähnliche, oder selbst höhere Bedeutung; das ist der Stamm der Gliederthiere (*Articulata*), zusammengesetzt aus drei Hauptklassen oder Cladomen: I. Ringelwürmer oder *Annelida* (Regenwürmer, Egel und Verwandte); II. Krustenthiere oder *Crustacea* (Krebsthiere und Schildthiere); III. Luftrohrthiere oder *Tracheata* (Peripatiden, Tausendfüsser, Spinnen und Insecten). Das Phylum der Articulaten übertrifft nicht allein die Wirbelthiere, sondern auch alle anderen Thierstämme an Mannichfaltigkeit der Formen, Zahl der Arten, Massenentwickelung der Individuen und allgemeiner Bedeutung für den Haushalt der Natur.

Wenn demnach allgemein die Wirbelthiere einerseits, die Gliederthiere anderseits als die bedeutendsten und die vollkommensten unter den zwölf Stämmen des Thierreichs angesehen werden, so drängt sich uns die Frage auf, ob diese bevorzugte Stellung vielleicht in einer besonderen, beiden gemeinsamen Eigenthümlich-

keit ihrer Organisation begründet ist? Die Antwort lautet, dass eine solche in der That existirt: es ist die segmentale Gliederung oder die transversale Articulation des Körpers, die wir mit einem Worte kurz Metamerie nennen. Bei allen Vertebraten und Articulaten besteht der entwickelte Körper des Individuums, den wir als „Person" bezeichnen, aus einer Kette von hinter einander liegenden Gliedern (Segmenten, Folgestücken oder Metameren); im Keime oder Embryon werden dieselben als Ursegmente oder Somiten unterschieden. In jedem dieser Metameren wiederholt sich eine gewisse Gruppe von Organen in ähnlicher Zusammensetzung und Anordnung, so dass wir jedes Segment als eine individuelle Einheit, als ein besonderes, der ganzen Persönlichkeit subordinirtes „Individuum" ansehen dürfen.

Die Aehnlichkeit der morphologischen Gliederung und der daraus entspringenden physiologischen Vervollkommnung in den beiden Stämmen der Vertebraten und Articulaten hat dazu verleitet, eine directe phylogenetische Verwandtschaft zwischen beiden anzunehmen und die ersteren direct von den letzteren abzuleiten. Die Ringelwürmer oder Anneliden sollten die unmittelbaren Vorfahren nicht allein der Crustaceen und Tracheaten, sondern auch der Vertebraten sein. Wir werden uns später (im XX. Vortrage) überzeugen, dass diese „Anneliden-Theorie der Vertebraten" vollkommen irrthümlich ist und die wichtigsten Unterschiede und Gegensätze in der Organisation der beiden grossen Thierstämme ignorirt. Die innere Gliederung der Wirbelthiere ist von der äusseren Articulation der Gliederthiere ebenso fundamental verschieden, wie ihre Skeletbildung, ihr Nerven-System, ihr Gefässsystem u. s. w. Beide haben die Metamerie in ganz verschiedener Weise ausgebildet. Die ungegliederte Chordula (Fig. 80—83, S. 232), die wir als eine der wichtigsten palingenetischen Keimformen der Wirbelthiere kennen gelernt haben, und aus der wir auf eine entsprechende gemeinsame Stammform aller Vertebraten und Tunicaten schliessen, ist als Stammform der Articulaten ganz undenkbar.

Alle gegliederten Thiere stammen ursprünglich von ungegliederten ab; dieser phylogenetische Satz steht ebenso unerschütterlich fest, als die ontogenetische Thatsache, dass jeder gegliederte Thierkörper aus einem ungegliederten Keime hervorgeht. Aber die Organisation dieses Keimes ist in jenen beiden grossen Stämmen grundverschieden. Der palingenetische Chordula-Keim aller Vertebraten zeichnet sich aus durch das dorsale Medullarrohr und den neurenterischen Canal, welcher am Urmunde in das

ventrale Darmrohr übergeht, sowie durch die axiale, zwischen beiden gelegene Chorda. Alle Gliederthiere, sowohl die Anneliden als die Arthropoden (Crustaceen und Tracheaten) zeigen keine Spur von dieser typischen Organisation. Ausserdem ist die Entwickelung der wichtigsten Organ-Systeme in beiden Stämmen geradezu entgegengesetzt, wie aus der XIII. Tabelle hervorgeht (S. 351). Demnach muss auch die Gliederung oder Metamerie in beiden Stämmen unabhängig von einander erworben sein. Das ist in keiner Beziehung wunderbar, um so weniger, als selbst die Stengel-Gliederung der höheren Pflanzen analoge Verhältnisse zeigt, und als auch in einzelnen Gruppen anderer Thierstämme ähnliche Segmentirungen auftreten, so z. B. bei den Bandwürmern und bei Gunda (im Stamme der Platoden), bei den Seesternen und Seelilien (im Stamme der Echinodermen), bei den Scyphostomen (im Stamme der Cnidarien) u. s. w.

Die charakteristische innere Gliederung der Wirbelthiere und ihre Bedeutung für die Organisation dieses Stammes tritt uns unmittelbar und am auffallendsten bei der Betrachtung ihres Skeletes entgegen. Denn dessen centraler und wichtigster Theil, die knorpelige oder knöcherne Wirbelsäule, zeigt uns die Metamerie der Vertebraten handgreiflich in fester Form; sie besteht aus einer Kette von gleichwerthigen, hinter einander gelegenen Knorpel- oder Knochen-Stücken, die seit uralter Zeit als „Wirbel oder Würfel" (*Vertebrae*, *Spondyli*) bezeichnet werden. Jeder Wirbel ist in directer Verbindung mit einem besonderen individuellen Abschnitt des Muskelsystems, des Nervensystems, des Gefässsystems u. s. w. Die meisten „animalen Organe" nehmen also an dieser „Wirbelbildung oder Vertebration" Theil. Wir haben aber früher schon, als wir unsere eigene Vertebraten-Natur (im XI. Vortrage) betrachteten, uns überzeugt, dass dieselbe innere Gliederung auch schon bei den niedersten Urwirbelthieren, den Schädellosen (Acrania) auftritt, obwohl hier das ganze Skelet nur durch die einfache Chorda vertreten wird und völlig ungegliedert ist. Die primäre Gliederung geht also nicht vom Skelet, sondern vom Muskel-System aus und ist offenbar phylogenetisch durch vollkommnere Schwimm-Bewegungen der uralten Chordonier-Ahnen bedingt.

Es ist daher auch unrichtig, die ersten Anlagen der Metameren im Keime der Vertebraten als „Urwirbel" (*Protovertebrae*) zu bezeichnen; der Umstand, dass dieselben thatsächlich seit langer Zeit so bezeichnet werden, hat zu vielen Irrthümern und Missverständnissen geführt. Wir werden daher die sogenannten „Urwirbel" immer „Somiten" oder Ursegmente nennen. Will man den Be-

griff des „Urwirbels" beibehalten, so sollte er nur für das Sklerotom verwendet werden, d. h. für jenen kleinen dorso-medialen Theil der Somiten, aus welchem thatsächlich der spätere „Wirbel" sich entwickelt.

Der Beginn der Gliederung oder Metameren-Bildung fällt bei allen Wirbelthieren in eine sehr frühe Zeit der Keimbildung und deutet das hohe phylogenetische Alter dieses Processes an. Nachdem die Chordula (Fig. 80—83) ihre charakteristische Zusammensetzung vollendet hat, oft auch schon etwas früher, erscheinen bei den Amnioten in der Mitte des sohlenförmigen Keimschildes mehrere Paare von dunkeln quadratischen Flecken symmetrisch vertheilt zu beiden Seiten der Chorda (Fig. 125—128). Querschnitte (Fig. 131 *uw*) zeigen uns, dass dieselben der Stammzone (*Episoma*) des *Mesoderms* angehören und durch die Seitenfalten von der Parietalzone (*Hyposoma*) abgeschnürt sind; ihre Form im Querschnitt ist ebenfalls viereckig, fast quadratisch, so dass sich die Gestalt dieser dunkeln Körperchen als eine nahezu würfelförmige ergiebt. Diese paarigen „Würfel" des medialen Mesoderms sind die Anlagen der Ursegmente oder Somiten, die früher so genannten „Urwirbel" (Fig. 144—146 *uw*).

Unter den Säugethieren zeigen uns die Embryonen der Beutelratte schon nach 60 Stunden 3 Paar Urwirbel (Fig. 125, S. 300), nach 72 Stunden 8 Paare (Fig. 128). Langsamer entwickeln sie sich beim Keime des Kaninchens; dieses besitzt erst im Alter von 8 Tagen 3 Somiten (Fig. 126), einen Tag später 8 Somiten (Fig. 127, S. 301). Im bebrüteten Hühner-Ei treten die ersten Urwirbel schon 30 Stunden nach Beginn der Bebrütung auf (Fig. 144). Am Ende des zweiten Brütetages ist ihre Zahl schon auf 16—18 gestiegen (Fig. 146). Die Gliederung der mesodermalen Stammzone, welcher die Somiten oder „Urwirbelpaare" ihre Entstehung verdanken, schreitet also sehr rasch von vorn nach hinten fort, indem immer neue quere Einschnürungen der sogenannten „Urwirbel-Platten" sich bilden, eine hinter der andern. Das erste Ursegment, welches beim Keimschilde der Amnioten ungefähr in der Mitte seiner Länge auftritt, ist also das vorderste; aus diesem ersten Somit entsteht der erste Halswirbel nebst den zugehörigen Muskeln und Skelet-Theilen. Daraus ergiebt sich erstens, dass die Vermehrung der Ursegmente in der Richtung von vorn nach hinten erfolgt, unter stetigem Längen-Wachsthum des hinteren Körper-Endes; und zweitens, dass im Beginne der Segmentirung fast die ganze vordere Hälfte des sohlenförmigen Keim-

schildes der Amnioten dem zukünftigen Kopfe angehört, während der ganze übrige Körper aus seiner hinteren Hälfte entsteht. Wir werden daran erinnert, dass auch beim Amphioxus (wie bei unserem hypothetischen Urwirbelthier, Fig. 95—99) fast die ganze Vorderhälfte dem Kopfe, die Hinterhälfte dem Rumpfe entspricht.

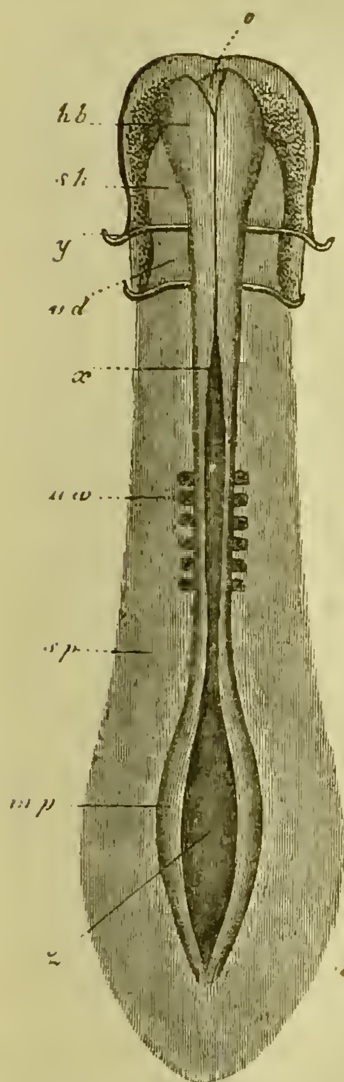


Fig. 144.

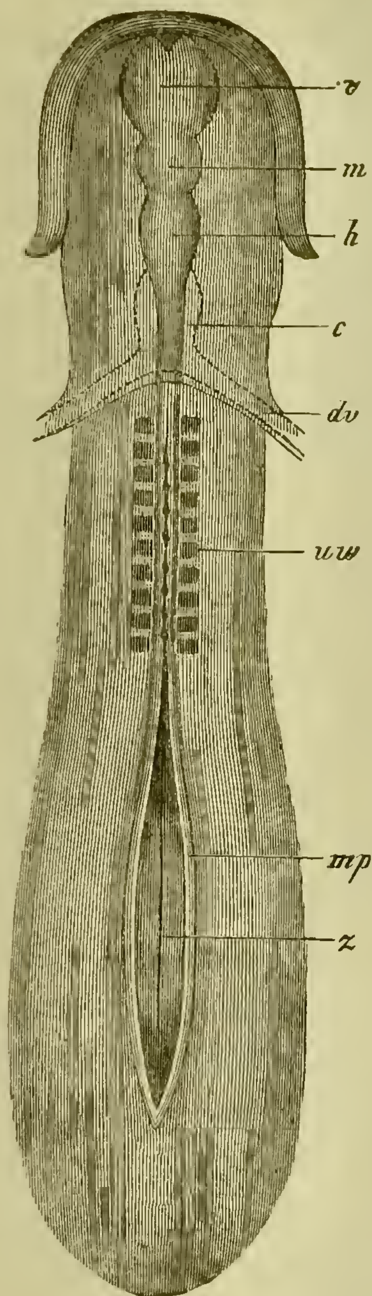


Fig. 145.

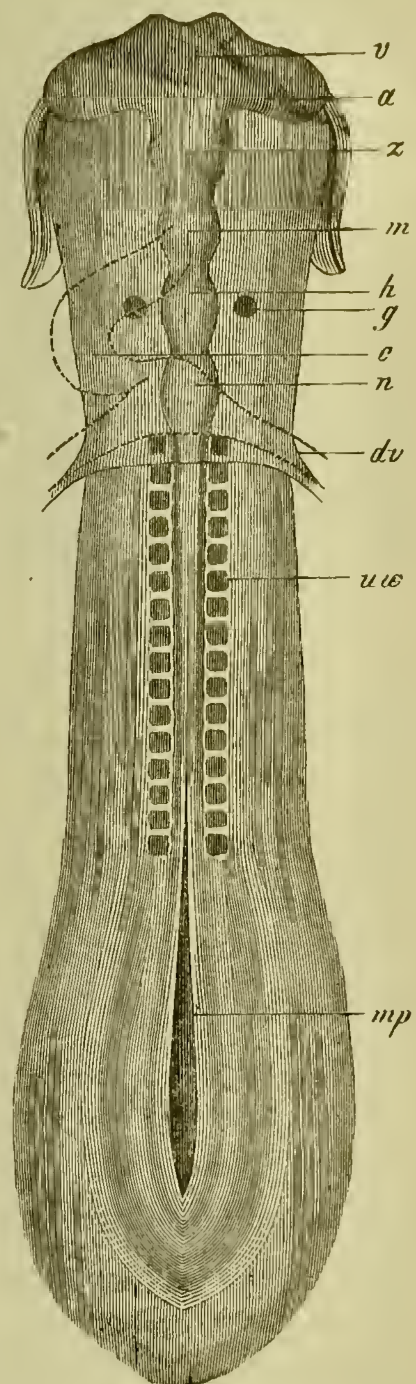


Fig. 146.

Fig. 144—146. **Sohlenförmiger Keimschild des Hühnchens**, in drei auf einander folgenden Stufen der Entwickelung, von der Rückenfläche gesehen, ungefähr 20mal vergrössert, etwas schematisch. Fig. 144 mit 6 Urwirbelpaaren. Gehirn eine einfache Blase (*hb*). Markfurche von *x* an noch weit offen; hinten bei *z* sehr erweitert. *mp* Markplatten. *sp* Seitenplatten. *y* Grenze zwischen Schlundhöhle (*sh*) und Kopfdarm (*vd*). Fig. 145 mit 10 Urwirbel-Paaren. Gehirn in drei Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn, *m* Mittelhirn, *h* Hinterhirn. *c* Herz. *dv* Dottervenen. Markfurche hinten noch weit offen (*z*). *mp* Markplatten. Fig. 146 mit 16 Urwirbel-Paaren. Gehirn in fünf Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn. *z* Zwischenhirn. *m* Mittelhirn. *h* Hinterhirn. *n* Nachhirn. *a* Augenblasen. *g* Gehörblasen. *c* Herz. *dv* Dottervenen. *mp* Markplatte. *uw* Urwirbel.

Das Mesoderm des Kopfes der Amnioten entwickelt sich aus den ungetheilten „Kopfplatten“, welche sich durch Mangel der Gliederung von den „Urwirbel-Platten“ des dahinter gelegenen Rumpfes auffallend unterscheiden. Wir werden aber sehen, dass jene einfache Beschaffenheit der Kopfplatten keine ursprüngliche, sondern eine cenogenetische ist. Bei niederen Wirbelthieren erscheint auch der Kopftheil deutlich gegliedert, mindestens aus 9 Somiten zusammengesetzt; und beim Embryo einiger paligenetischer Urfische haben sich neuerdings sogar 12—14 Ursegmente des Kopfes nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbelthieren sind aber diese „Kopf-Somiten“ (— ähnlich wie auch die Kopf-Metameren der höheren Gliederthiere —) so frühzeitig verschmolzen, dass es erst den scharfsinnigen Untersuchungen von Gegenbaur (1872) gelungen ist, sie auf dem Wege der vergleichenden Anatomie nachzuweisen. Später wurde dieser Nachweis mit Hülfe der vergleichenden Ontogenie von Anderen bestätigt; wir werden im XXVI. Vortrage bei der „Schädeltheorie“ darauf zurückkommen.

Die Zahl der Metameren, sowie der embryonalen Somiten oder „Ursegmente“, aus denen sie hervorgehen, ist bei den Wirbelthieren äusserst verschieden, je nachdem der hintere Körpertheil kurz oder durch Ausbildung eines Schwanzes verlängert ist. Beim erwachsenen Menschen ist der Rumpf (mit Inbegriff des rudimentären Schwanzes) aus 33 Metameren zusammengesetzt, deren festes Centrum in der axialen Wirbelsäule ebenso viele Wirbel bilden (7 Halswirbel, 12 Brustwirbel, 5 Lendenwirbel, 5 Kreuzwirbel, 4 Schwanzwirbel). Dazu müssen aber nun noch mindestens neun Kopfwirbel gerechnet werden, welche ursprünglich den Schädel (— wie bei allen Schädelthieren —) zusammensetzen. Die Gesammtzahl der Ursegmente unseres menschlichen Körpers würde demnach mindestens 42 betragen; sie würde auf 45—48 steigen, wenn man (nach neueren Untersuchungen) die Zahl der ursprünglichen „Schädel-Segmente“ auf 12—15 schätzt. Bei den schwanzlosen Menschen-Affen oder Anthropoiden ist die Gesammtzahl der Metameren dieselbe wie beim Menschen, oder nur um ein bis zwei Somiten verschieden; viel grösser aber ist sie bei den langschwänzigen Affen und den meisten übrigen Säugethieren. Bei langgestreckten Schlangen und Fischen steigt dieselbe auf mehrere Hundert (bisweilen über vierhundert).

Um die wahre Natur und Entstehung der Körper-Gliederung beim Menschen und den höheren Wirbelthieren richtig zu verstehen, ist es unerlässlich, sie mit derjenigen der niederen Vertebraten

kritisch zu vergleichen und dabei den phylogenetischen Zusammenhang aller Glieder dieses Stammes beständig im Sinne zu behalten. Dabei liefert uns wieder die palingenetische Entwickelung des unschätzbaren *Amphioxus* den wahren Schlüssel für die verwickelteren und cenogenetisch modificirten Keimungs-Verhältnisse der *Cranioten* oder Schädelthiere. Auch hier wieder sind es die mustergültigen Untersuchungen von HATSCHEK, welche diese bedeutungsvollen, von

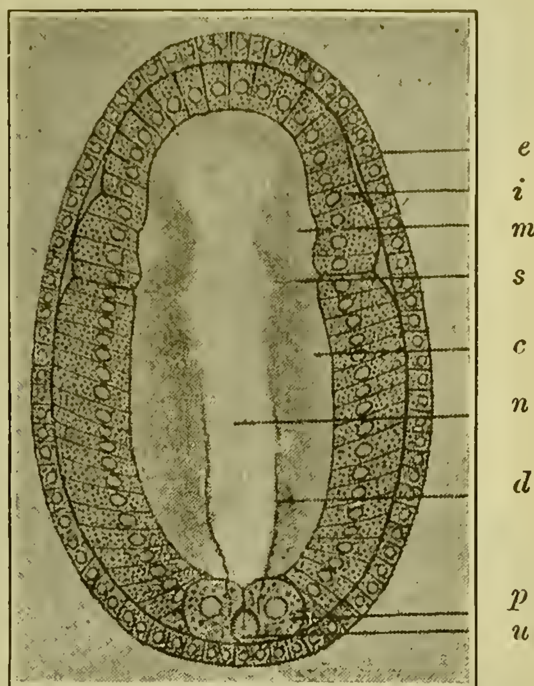


Fig. 147. Keim des Amphioxus, 16 Stunden alt, vom Rücken gesehen. Nach HATSCHEK. *d* Urdarm. *u* Urmund. *p* Polzellen des Mesoderms. *c* Coelomtaschen, *m* deren erstes Ursegment. *n* Medullar-Rohr. *i* Entoderm. *e* Exoderm. s Erste Segment-Falte.

KOWALEVSKY vor zwanzig Jahren entdeckten Verhältnisse des niedersten Wirbelthieres uns in aller wünschenswerthen Klarheit vor Augen geführt haben. Die Gliederung des Amphioxus fängt schon sehr frühzeitig an, früher als bei den Cranioten. Kaum sind die beiden Coelom-Taschen aus dem Urdarm hervorgewachsen (Fig. 147 *c*), so beginnt auch schon das blinde, vorderste Stück derselben (der vom Urmund, *u*, entfernteste Theil) sich durch eine Querfalte (*s*) abzuschnüren; das ist das erste Ursegment (*m*). Gleich darauf beginnt auch der hintere Theil der Coelom-Taschen durch neue Querfalten in eine Reihe von Stücken zu zerfallen (Fig. 148). Die transversalen Einschnitte der Coelom-Säcke liegen in einer verticalen, zur Längsaxe des Körpers senkrechten Ebene und beginnen auf deren Rückenseite (Fig. 149). Von da nach unten fortschreitend, schneiden sie in dieser Transversal-Ebene vollständig durch und theilen so jeden Coelom-Sack in eine Reihe von rundlich-würfelförmigen Bläschen. Das vorderste von diesen Ursegmenten (us_1) ist das erste und älteste; in Fig. 148 und 149 sind bereits fünf gebildet. Eines hinter dem anderen schnüren sie sich so rasch ab, dass 24 Stunden nach Beginn der Entwickelung bereits 8, und 24 Stunden später schon 17 Paare fertig sind. Ihre Zahl nimmt zu, indem der Keim nach hinten fortwächst und sich verlängert, und von den beiden Ur-Mesoderm-Zellen aus (am Urmunde) immer neue Zellen gebildet werden (Fig. 150—152).

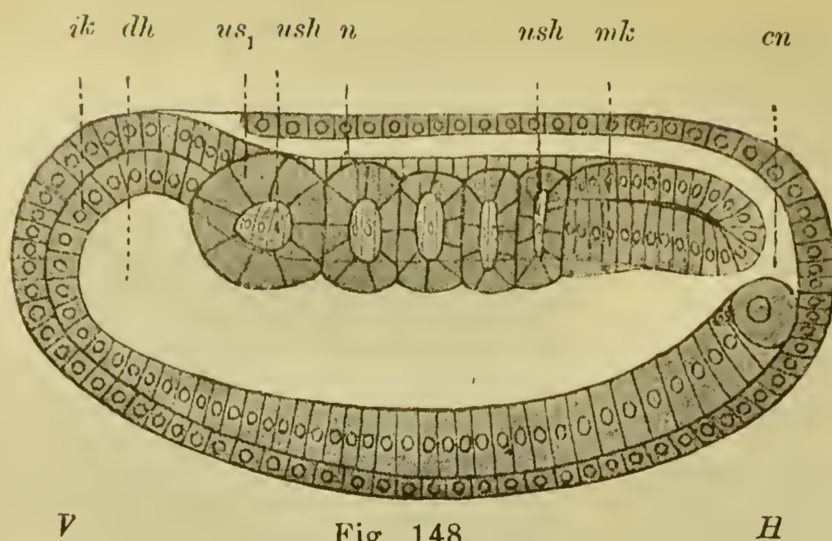


Fig. 148.

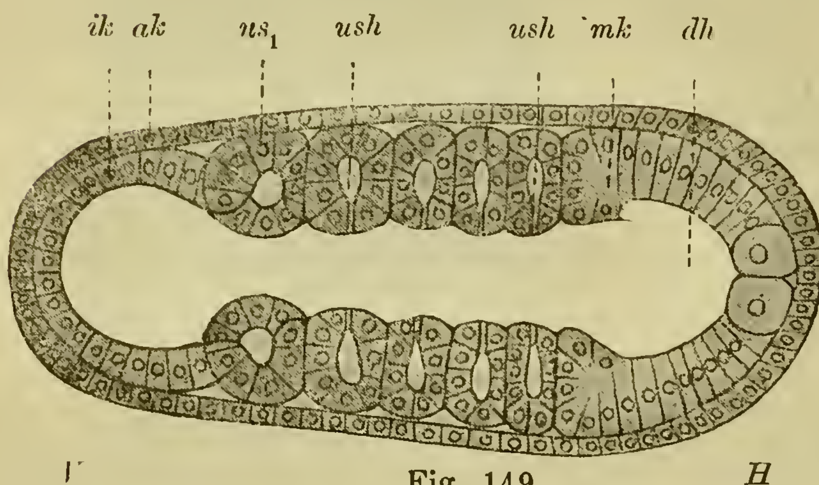


Fig. 149.

Fig. 148 und 149. **Keim des Amphioxus, 20 Stunden alt, mit fünf Somiten** (oder „Urwirbel-Paaren"). Fig. 148 von der linken Seite, Fig. 149 von der Rücken-Seite. Nach HATSCHEK. *V* Vorder-Ende, *H* Hinter-Ende, *ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt; *dh* Darmrohr, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *ush* Coelom-Taschen (oder Ursegmenthöhlen). us_1 Erstes (vorderstes) Ursegment.

Diese typische Gliederung der beiden einfachen Coelom-Säcke beginnt beim Lanzetthierchen sehr früh, ehe dieselben noch vom Urdarm abgeschnürt sind, so dass anfangs jede Ursegment-Höhle (*ush*) noch durch eine enge Oeffnung mit dem Urdarm communicirt, ähnlich einer „Darmdrüse". Sehr rasch aber schliesst sich diese Oeffnung durch vollständige Abschnürung, und zwar ebenfalls von vorn nach hinten regelmässig fortschreitend. Die geschlossenen bläschenförmigen Somiten dehnen sich dann stärker aus, so dass ihre obere Hälfte nach oben zwischen Exoderm (*ak*) und Nervenrohr (*n*), die untere Hälfte zwischen Exoderm und Darmrohr (*dh*) spaltförmig hineinwächst (Fig. 153 *c*, linke Hälfte der Figur). Später trennen sich beide Hälften vollständig, indem eine laterale Längsfalte zwischen beiden durchschneidet (mk_1, rechte Hälfte von Fig. 153). Die dorsalen Ursegmente (*sd*) liefern die Rumpf-Muskulatur, und zwar in der ganzen Länge des Körpers (Fig. 151); ihre Höhle verschwindet später. Die ventralen Somiten hingegen lassen aus ihrem obersten Abschnitt die Pronephridien oder Vornieren-Canälchen entstehen, aus dem unteren die segmentalen Anlagen der Geschlechtsdrüsen oder Gonaden. Die Scheidewände der muskulösen Dorsal-Stücke (*Myotome*) bleiben bestehen und bedingen

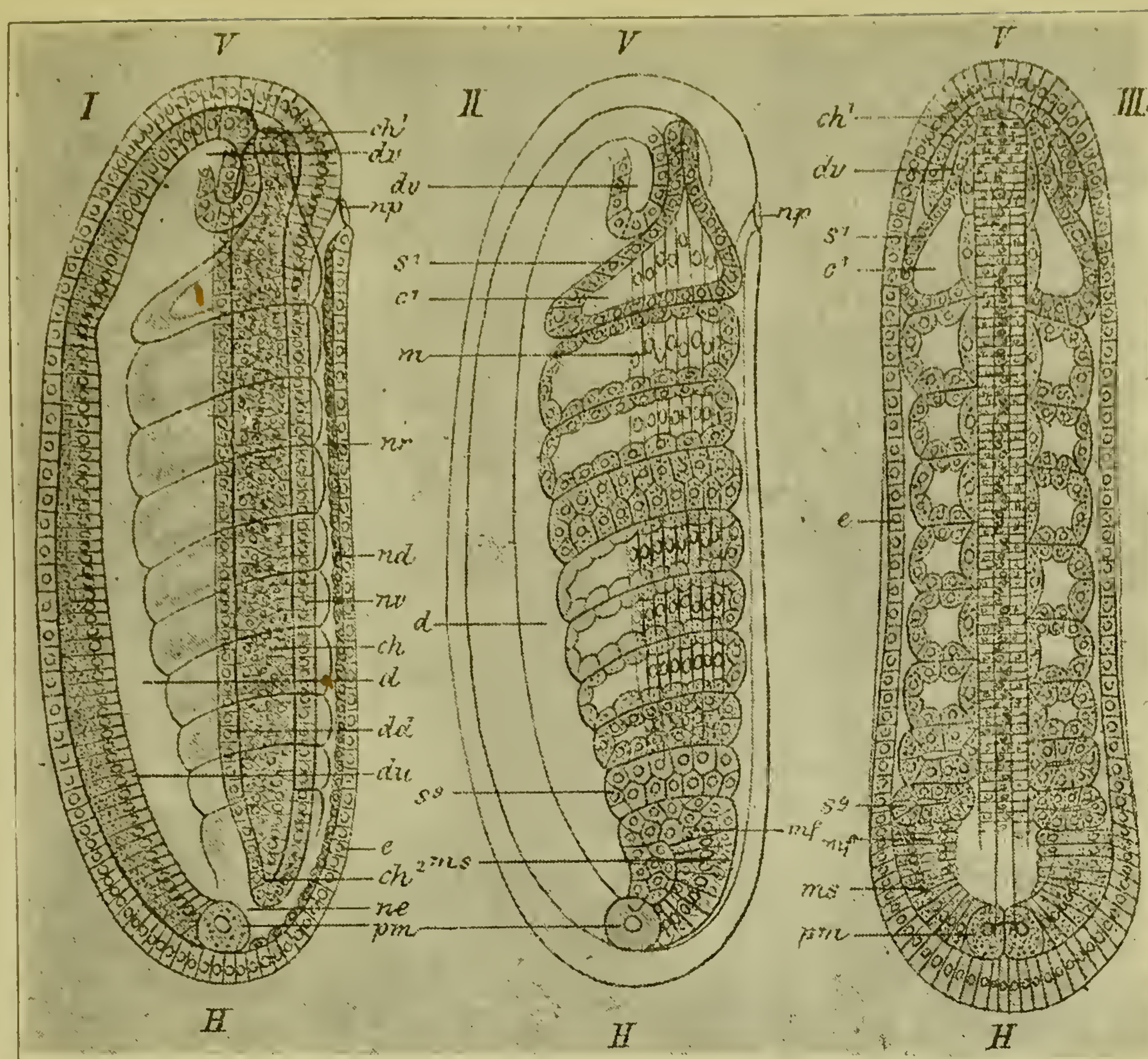


Fig. 150. Fig. 151. Fig. 152.

Fig. 150—152. **Keim des Amphioxus, 24 Stunden alt, mit 8 Somiten.** Nach HATSCHEK. Fig. 150 und 151 Seiten-Ansicht (von links). Fig. 152 Rücken-Ansicht. In Fig. 150 sind nur die Umrisse der 8 Ursegmente gezeichnet, in Fig. 151 ihre Höhlen und Muskelwände. *V* Vorderende. *H* Hinterende. *d* Darm, *du* untere, *dd* obere Darmwand. *ne* Canalis neurentericus. *uv* Ventrale, *ud* dorsale Wand des Nervenrohrs. *np* Neuroporus. *dv* Vordere Darmtasche. *ch* Chorda. *pm* Polzellen des Mesoderms (*ms*).

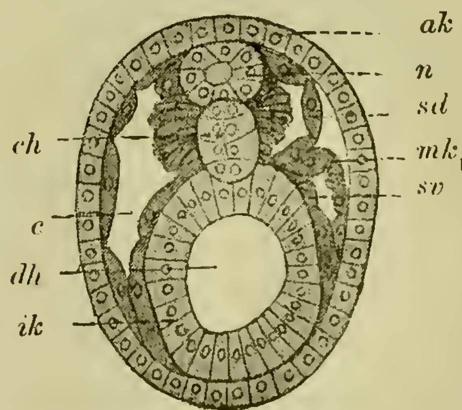


Fig. 153. **Querschnitt durch die Mitte eines Amphioxus-Keimes mit 11 Ursegmenten.** Nach HATSCHEK. Links ist das Ursegment noch einfach, rechts bereits durch die Lateral-Falte (mk_1) in eine dorsale und ventrale Hälfte zerfallen. *ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt. *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *dh* Darmrohr. *sd* Dorsal-Somit, *sv* Ventral-Somit. *c* Coelom.

die dauernde Gliederung des Vertebraten-Organismus. Dagegen die Scheidewände der ausgedehnten Ventral-Stücke (*Gonotome*) verdünnen sich und verschwinden später theilweise, so dass ihre Hohlräume zu der Bildung des Metacoels oder der einfachen bleibenden Leibeshöhle zusammenfliessen.

Wesentlich in derselben Weise, wie bei diesem uralten Acranier, vollzieht sich die Körper-Gliederung, von den Coelom-Taschen aus-

gehend, auch bei den übrigen Wirbelthieren, den Cranioten. Während aber dort zuerst die transversale Theilung der Coelom-Säcke (durch verticale Querfalten) auftritt und dann die dorsoventrale Theilung (durch die horizontale Längsfalte) nachfolgt, ist es bei den Schädelthieren umgekehrt: zuerst zerfällt hier jede der beiden langgestreckten Coelom-Taschen durch eine laterale Längsfalte in einen dorsalen Abschnitt (Ursegment-Platten) und in einen ventralen Abschnitt (Seiten-Platten). Nur die ersteren werden dann durch die nachfolgenden verticalen Querfalten in die einzelnen Ursegmente zerlegt; die letzteren hingegen (beim Amphioxus vorübergehend segmentirt) bleiben hier ungetheilt und bilden durch Auseinanderweichen ihrer parietalen und visceralen Platten jederseits eine von Anfang an einheitliche Leibeshöhle. Unzweifelhaft ist auch in diesem Falle wieder das Verhalten der jüngeren Cranioten als das cenogenetisch modificirte zu betrachten und von dem palingenetischen Keimungs-Processe der älteren Acranier abzuleiten.

Eine interessante Mittelstufe zwischen den Acraniern und den Fischen bilden in diesen, wie in vielen anderen Beziehungen die Cyclostomen (Myxinoiden und Petromyzonten, vergl. den XXI. Vortrag). Insbesondere steht die Entwickelung ihrer Muskel-Segmente (aus den Dorsal-Somiten) näher derjenigen des Amphioxus als der übrigen Wirbelthiere (der Gnathostomen). Das hängt damit zusammen, dass auch den Cyclostomen, ebenso wie den Acraniern, die Wirbelsäule noch fehlt, und dass in beiden Gruppen die Körper-Gliederung noch einen sehr einfachen und primitiven Charakter trägt; insbesondere bleibt die Kopf-Bildung noch auf einer sehr tiefen Stufe stehen, und paarige Gliedmaassen fehlen vollständig. Viel verwickelter gestalten sich diese Keimungs-Verhältnisse bei den Fischen, mit denen die lange Reihe der kiefermündigen, mit zwei Paar Extremitäten versehenen Wirbelthiere beginnt.

Unter den Fischen sind es vor Allen wieder die Selachier oder Urfische, welche uns in diesen, wie in vielen anderen phylogenetischen Fragen die wichtigste Auskunft ertheilen (Fig. 154, 155). Besonders die sorgfältigen Untersuchungen von Rückert und Van Wijhe haben hier werthvolle Aufschlüsse gegeben. Die Producte des mittleren Keimblattes werden hier schon theilweise zu der Zeit deutlich, wo noch die dorsalen Ursegmenthöhlen (oder Myocoelen, *h*) mit der ventralen Leibeshöhle (*lh*) zusammenhängen (Fig. 154). In der rechts daneben stehenden Figur 155, einem wenig älteren Keime, sind diese Höhlen bereits getrennt. Die äussere oder laterale Wand des dorsalen Ursegmentes liefert die Lederplatte

oder Cutisplatte (*cp*), die Grundlage der bindegewebigen Lederhaut. Aus seiner inneren oder medialen Wand dagegen entwickelt sich die Muskel-Platte (*mp*, die Anlage der Rumpf-Muskulatur) und die Skelet-Platte, die Bildungsmasse der Wirbelsäule (*sk*).

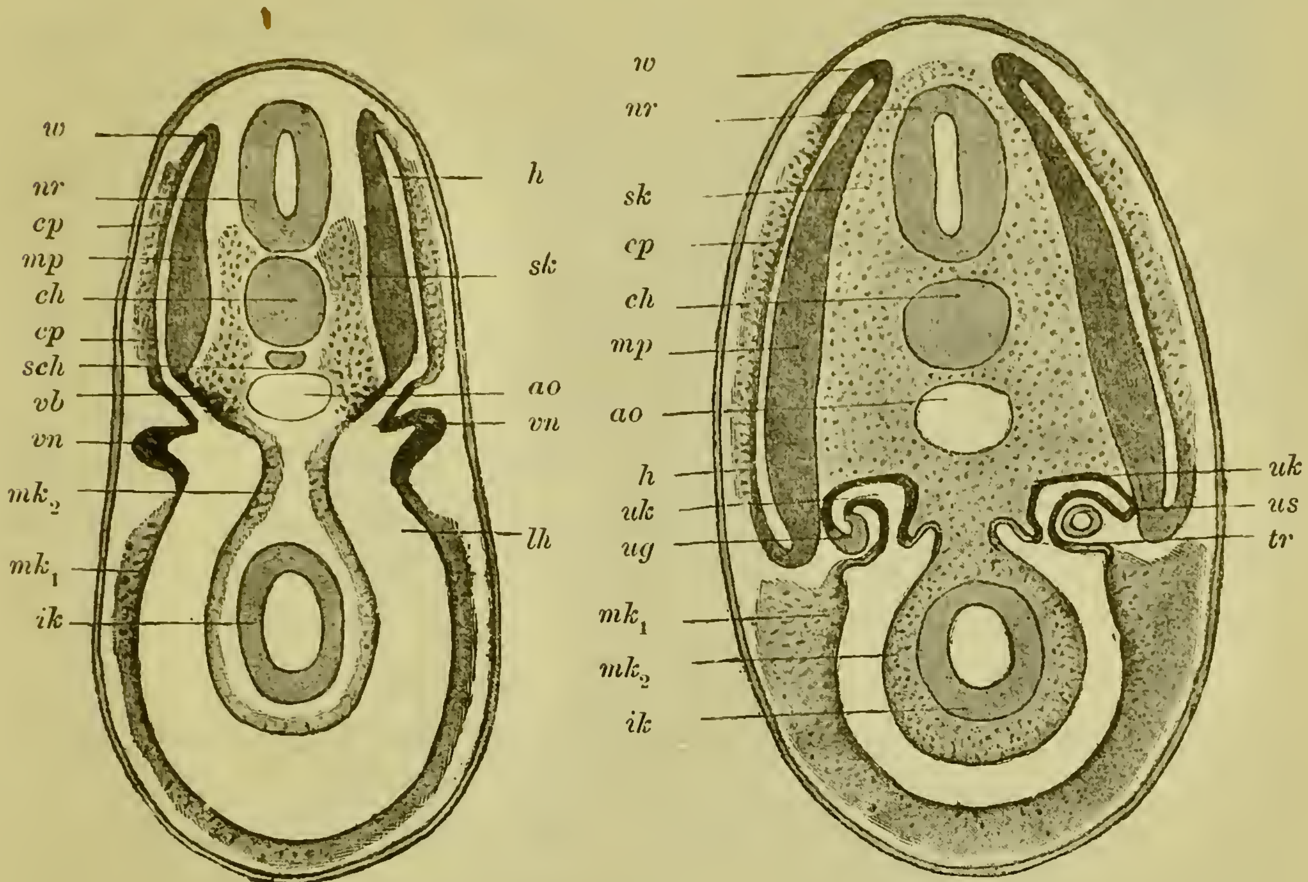


Fig. 154. Fig. 155.

Fig. 154 und 155. **Querschnitte durch Haifisch-Embryonen** (durch die Gegend der Vorniere). Nach Wijhe und Hertwig. In Fig. 155 sind die dorsalen Ursegmenthöhlen (*h*) bereits von der Leibeshöhle (*lh*) getrennt, während sie etwas früher (in Fig. 154) noch zusammenhängen. *nr* Nervenrohr. *ch* Chorda. *sch* Subchordaler Strang. *ao* Aorta. *sk* Skeletplatte. *mp* Muskelplatte. *cp* Cutisplatte. *w* Verbindung der letzteren (Wachsthumszone) *vn* Vorniere. *ug* Urnieren-Gang. *uk* Urnieren-Canälchen. *us* Abschnürungs-Stelle desselben. *tr* Urnieren-Trichter. *mk* Mittleres Keimblatt (mk_1 parietales, mk_2 viscerales). *ik* Darmdrüsenblatt.

Sehr klar ist die Gliederung der Coelom-Taschen und die Entstehung der Ursegmente aus ihrer Dorsal-Hälfte auch bei den Amphibien, insbesondere bei den Wasser-Salamandern (*Triton*), zu beobachten (vergl. oben Fig. 88, *A*, *B*, *C*; S. 237). Die Höhle der ursprünglich einfachen Coelom-Säcke (Fig. 88 *A* und rechte Hälfte von *B*) bleibt hier sowohl im dorsalen als im ventralen Segmente sichtbar, auch nachdem beide durch die Lateral-Falte getrennt sind (Fig. 88 *C* und linke Hälfte von *B*). Ein horizontaler Längsschnitt oder Frontal-Schnitt durch einen solchen Salamander-Keim (Fig. 156) zeigt sehr klar die paarige Reihe dieser bläschenförmigen dorsalen Ursegmente, die sich von den ventralen Seitenplatten abgeschnürt haben und beiderseits der Chorda liegen.

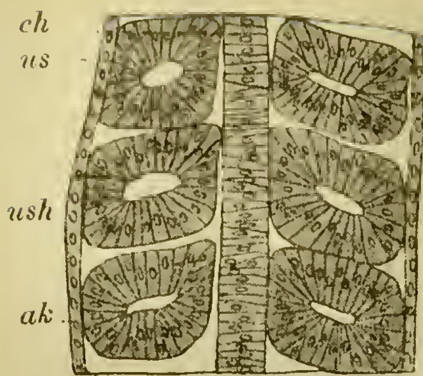


Fig. 156. Frontal-Schnitt (oder horizontaler Längsschnitt) durch einen Triton-Keim, mit drei paar Ursegmenten. *ch* Chorda. *us* Ursegmente. *ush* ihre Höhle. *ak* Hornplatte.

Die Metamerie der Amnioten, der drei höheren Wirbelthier-Klassen, stimmt zwar in allen wesentlichen Vorgängen mit derjenigen der eben betrachteten niederen Vertebraten überein; sie zeigt aber im Einzelnen mehrfache Abweichungen, in Folge von cenogenetischen Störungen, welche in erster Linie (— gleich der abweichenden Bildung der Coelom-Taschen —) durch die Massen-Entwickelung des mächtigen Nahrungsdotters bedingt sind. Da durch den Druck des letzteren die beiden Mittelblätter von Anfang an aufeinander gepresst erscheinen, und da die solide Anlage des Mesoderms den ursprünglichen Charakter des hohlen Taschen-Paares anscheinend verleugnet, so treten auch die beiden Mesoderm-Abschnitte, welche jederseits durch die laterale Einfaltung getrennt werden — die dorsale „Ursegment-Platte" und die ventrale „Seitenplatte" — anfänglich als solide Zellplatten auf (Fig. 91—94, S. 240) Wenn dann in dem sohlenförmigen Keimschilde die Gliederung der Somiten-Leisten beginnt und ein Paar Urwirbel hinter dem anderen sich entwickelt, nach hinten an Zahl stetig wachsend, so erscheinen auch diese würfelförmigen Somiten (oder die früher sogenannten „Urwirbel") als solide Würfel, aus Mesoderm-Zellen zusammengesetzt (Fig. 131, S. 305). Trotzdem tritt auch in diesen soliden „Urwirbeln" vorübergehend eine centrale Höhle auf, die „Urwirbelhöhle" (Fig. 157 *uwh*). Dieser bläschenförmige Zustand der Urwirbel ist phylogenetisch von hohem Interesse; wir

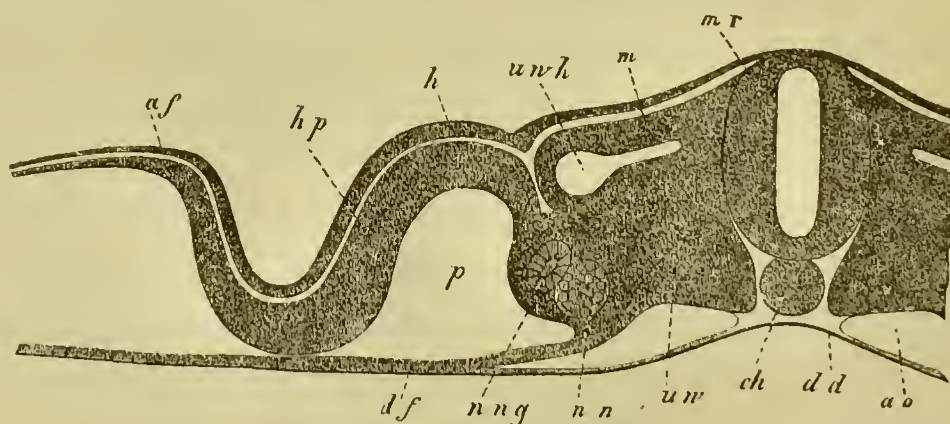


Fig. 157. Querschnitt durch einen Hühnerkeim vom zweiten Brütetage, nach Kölliker. *mr* Medullar-Rohr. *ch* Chorda. *uw* Urwirbel, *ung* Urnierengänge, *ao* Uraorta, *uwh* Urwirbelhöhle, *un* Urnieren, *h* Hornplatte, *af* Amnion-Falte, *hp* Hautfaserblatt, *df* Darmfaserblatt, *p* Coelom, *dd* Darmdrüsenblatt.

dürfen ihn nach der Coelom-Theorie als eine, durch Vererbung bedingte Wiederholung der bläschenförmigen Dorsal-Somiten von Amphioxus (Fig. 147—153) und den niederen Vertebraten (Fig. 154 bis 156) auffassen. Eine physiologische Bedeutung besitzt diese rudimentäre „Urwirbelhöhle" für den Amniotenkeim nicht; sie verschwindet frühzeitig, indem sie durch Zellen der Muskelplatte ausgefüllt wird.

Eine weitere Abweichung der Ursegmentbildung zeigen die Amnioten darin, dass die Entwickelung der Muskelplatten von der inneren (medialen) Wand ihrer Somiten hinübergreift auf die äussere (laterale) Wand; daher betheiligt sich hier auch diejenige Zellenschicht des „Hautfaserblattes", welche unmittelbar unter der Cutisplatte (der späteren Lederhaut, Fig. 155 *cp*) liegt, lebhaft an dem weiteren Wachsthum der Muskelplatte. Letztere wächst von hier aus nach allen Seiten, insbesondere auch nach unten in die lateralen Seitenplatten der Bauchwand (die „Bauchplatten") hinein.

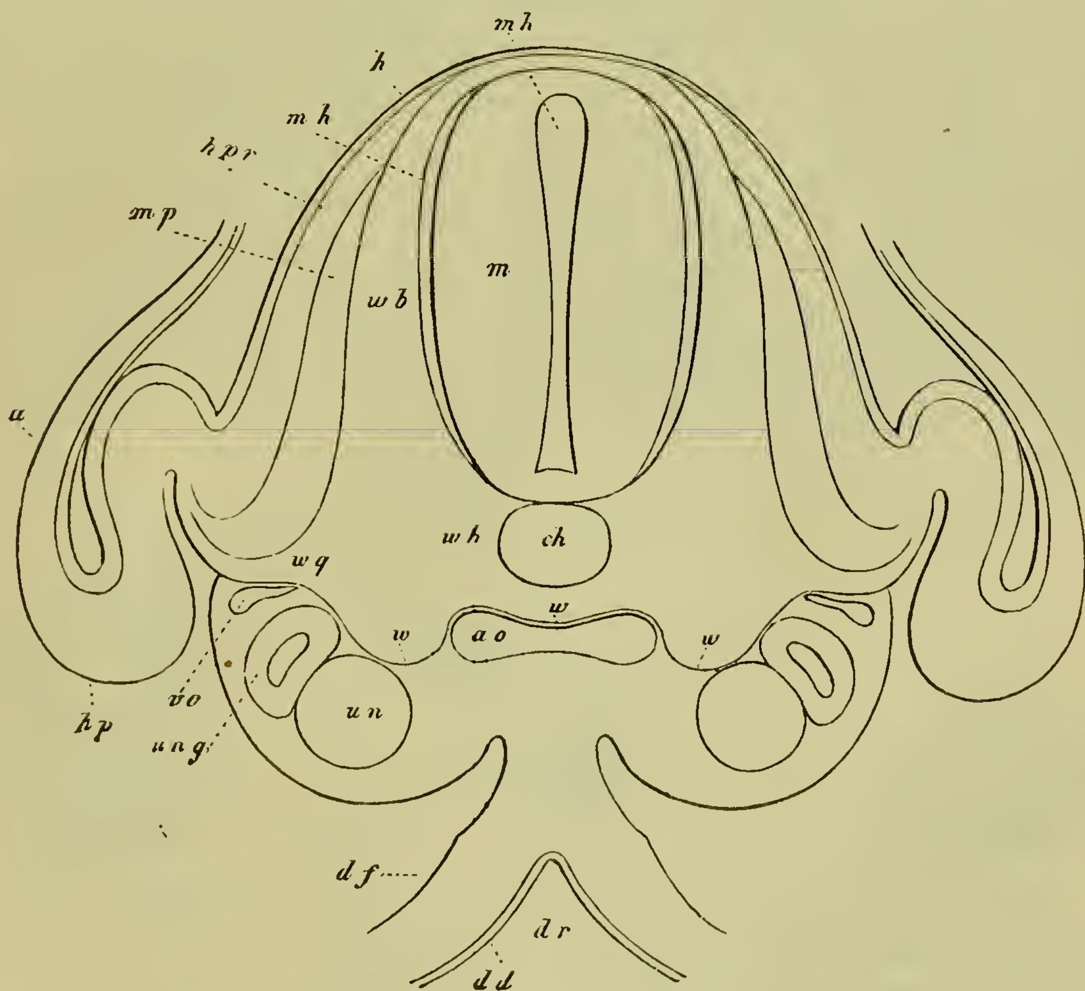


Fig. 158. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens vom vierten Brütetage, etwa 100mal vergrössert. Die Urwirbel haben sich in die äussere Muskelplatte (*mp*) und die innere Skeletplatte gespalten. Letztere beginnt unten als Wirbelkörper (*wh*) die Chorda (*ch*), oben als Wirbelbogen (*wb*) das Markrohr (*m*) zu umfassen, dessen Höhle (*mh*) schon sehr eng ist. Bei *wq* setzt sich die Muskelplatte in die Bauchwand (*hp*) fort. *hpr* Lederplatte der Rückenwand. *h* Hornplatte. *a* Amnion. *ung* Urnierengang. *un* Urnierencanälchen. *ao* Urarterie (Aorta). *vc* Cardinal-Vene. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *dr* Darmrinne.

Der innerste mediale Theil der Ursegment-Platten, welcher unmittelbar der Chorda (Fig. 158 *ch*) und dem Medullar-Rohr (*m*) anliegt, bildet bei allen höheren Vertebraten die Wirbelsäule (die den niedersten noch fehlt), und kann daher als Skelet-Platte bezeichnet werden; in jedem einzelnen Urwirbel nennt man sie „Sklerotom" (im Gegensatz zur aussen anliegenden Muskelplatte, dem „Myotom"). Phylogenetisch betrachtet, sind die Myotome viel älter als die Sklerotome. Der untere oder ventrale Theil jedes Sklerotoms (die innere untere Kante des würfelförmigen Urwirbels) spaltet sich in zwei Lamellen, welche die Chorda umwachsen und so die Grundlage der Wirbelkörper bilden (*wh*). Die obere Lamelle dringt zwischen Chorda und Markrohr, die untere zwischen Chorda und Darmrohr ein (Fig. 132, S. 306). Indem nun von rechts und links her die entgegenkommenden Lamellen von zwei gegenüber liegenden Urwirbelstücken sich vereinigen, entsteht eine ringförmige Scheide um dieses Chorda-Stück. Daraus wird später ein Wirbelkörper, d. h. die massive untere oder Bauchhälfte des Knochenringes, welcher als „Wirbel" im eigentlichen Sinne das Markrohr umgiebt (Fig. 159—161). Die obere oder Rückenhälfte dieses Knochenringes, der Wirbelbogen (Fig. 158 *wb*) entsteht in ganz ähnlicher Weise aus dem oberen Theile der Skelet-Platte, d. h. also aus der inneren oberen Kante des würfelförmigen Urwirbels. Indem von rechts und links her die medialen oberen Kanten zweier gegenüberstehender Urwirbel über dem Markrohr zusammenwachsen, erfolgt der Verschluss des Wirbelbogens.

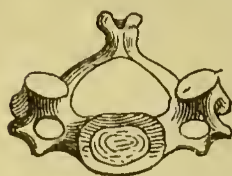


Fig. 159.



Fig. 160.

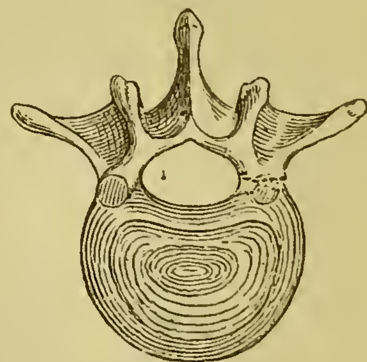


Fig. 161.

Fig. 159. **Der dritte Halswirbel** des Menschen.
Fig. 160. **Der sechste Brustwirbel** des Menschen.
Fig. 161. **Der zweite Lendenwirbel** des Menschen.

Der ganze secundäre Wirbel, der solchergestalt aus der Verwachsung der Skeletplatten von einem Paar Urwirbelstücken entsteht und in seinem Körper ein Chorda-Stück umschliesst, besteht anfangs aus einer ziemlich weichen Zellenmasse; diese geht später

über in ein festeres, zweites, knorpeliges Stadium, und endlich in ein drittes, bleibendes, knöchernes Stadium. Diese drei verschiedenen Stadien sind überhaupt am grössten Theile des Skelets der höheren Wirbelthiere zu unterscheiden: zuerst sind die meisten Skelettheile ganz zart, weich und häutig; dann werden sie später im Laufe der Entwickelung knorpelig und endlich verknöchern sie.

Vorn am Kopftheile des Embryo tritt bei den Amnioten die Spaltung des mittleren Keimblattes in Urwirbel und Seitenplatten überhaupt nicht ein, sondern die dorsalen und ventralen Somiten treten hier von Anfang an verschmolzen auf und bilden die sogenannten „Kopfplatten“ (Fig. 143 *k*, S. 316). Aus diesen entsteht der Schädel, die knöcherne Umhüllung des Gehirns, sowie die Muskeln und die Lederhaut des Kopfes. Der Schädel entwickelt sich nach Art der häutigen Wirbelsäule. Es wölben sich nämlich die rechte und die linke Kopfplatte über der Hirnblase zusammen, umschliessen unten das vorderste Ende der Chorda, und bilden so schliesslich rings um das Hirn eine einfache, weiche, häutige Kapsel. Diese verwandelt sich später in einen knorpeligen Urschädel oder Primordialschädel, wie er bei vielen Fischen zeitlebens sich erhält. Erst viel später entsteht abermals aus diesem knorpeligen Urschädel der bleibende knöcherne Schädel mit seinen verschiedenen Theilen. Der Knochenschädel des Menschen und aller anderen Amnioten ist viel höher differenzirt und eigenthümlicher umgebildet, als derjenige der niederen Wirbelthiere, der Amphibien und Fische. Da der erstere aber phylogenetisch aus dem letzteren entstanden ist, so müssen wir auch für jenen, ebenso wie für diesen, die ursprüngliche Entstehung aus den Sklerotomen von zahlreichen (mindestens neun) Kopf-Somiten annehmen.

Während die typische Gliederung des Wirbelthier-Körpers im Episoma oder Rückenleibe überall auf den ersten Blick hervortritt und durch die Metamerie der Muskelplatten und Wirbel (— Myotome und Sklerotome —) handgreiflich ausgesprochen ist, erscheint sie dagegen im Hyposoma oder Bauchleibe mehr verdeckt und theilweise versteckt. Trotzdem sind diese ventralen Hyposomiten der vegetalen Körperhälfte nicht weniger wichtig und bedeutungsvoll, als jene dorsalen Episomiten der animalen Körperhälfte. Die Segmentirung betrifft hier in der Bauchhöhle folgende wichtige Organ-Systeme: 1. die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen (Gonotome), 2. die Nephridien oder Nieren (Nephrotome), 3. den Kopfdarm mit seinen Kiemenspalten (Branchiotome).

Die Metamerie des Hyposoms oder die Gliederung der ventralen Körperhälfte ist namentlich desshalb weniger auffallend, weil hier bei allen Schädelthieren die Gonocoele — d. h. die Höhlen der ventralen Ursegmente, in deren Wand sich die Geschlechts-Producte entwickeln — schon seit uralten Zeiten verschmolzen sind, und durch Auflösung ihrer Scheidewände eine einzige grosse Leibeshöhle gebildet haben. Dieser cenogenetische Vorgang ist so alt, dass das Metacoel in den Seitenplatten der Cranioten überall von Anfang an als ein einfacher ungegliederter Spaltraum auftritt, und dass auch die Anlage der Gonaden (— die Geschlechtsleiste —) fast immer ebenso unsegmentirt erscheint. Um so interessanter ist es, dass nach der wichtigen Entdeckung von Rückert diese sexuale Anlage bei den Selachiern noch heute zuerst segmental auftritt, und die einzelnen Gonotome erst secundär zu einer einfachen Geschlechtsdrüse jederseits verschmelzen.

Amphioxus, als einziger überlebender Repräsentant der Acranier, giebt uns auch hier wieder die wichtigsten Aufschlüsse; denn bei ihm bleiben die Geschlechtsdrüsen — und somit auch die ventralen Leibeshöhlen! — zeitlebens segmentirt. Das geschlechtsreife Lanzetthierchen trägt rechts und links vom Darm eine Reihe von metameren Säckchen, die beim Weibchen mit Eiern, beim Männchen mit Sperma gefüllt sind. Diese segmentalen Gonaden sind ursprünglich nichts Anderes, als wahre Gonotome, getrennte Leibeshöhlen, die aus den Hyposomiten des Rumpfes entstanden sind. Dass man dieselben bisher meistens verkannt und dem Amphioxus irrthümlich eine einfache Leibeshöhle zugeschrieben hat, liegt daran, dass man die letztere mit der grossen Mantelhöhle (oder dem Peribranchial-Raum) verwechselt hat.

Die Gonaden sind insofern die wichtigsten von den segmentalen Organen des Hyposoms, als sie die phylogenetisch ältesten sind. Denn Geschlechtsdrüsen (als taschenförmige Aussackungen des Gastrocanal-Systems) finden sich schon bei den meisten Coelenterien; auch bei den Cnidarien, denen die Nephridien noch fehlen. Letztere treten zuerst (als ein paar einfache „Urnieren-Canäle“ oder Excretions-Röhren) bei den Platoden (Turbellarien) auf und haben sich wahrscheinlich von diesen einerseits auf die Articulaten (Anneliden), anderseits auf die ungegliederten Prochordonien vererbt, und von diesen auf die gegliederten Vertebraten. Die älteste Form des Nieren-Systems in diesem Stamme bilden die segmentalen Pronephridien oder die „metameren Vornieren-Canälchen“, in ähnlicher Anordnung, wie sie kürzlich Boveri beim

Amphioxus entdeckt hat. Das sind kleine Canälchen, welche in der Frontal-Ebene des Körpers, beiderseits der Chorda, zwischen Episom und Hyposom liegen (Fig. 162 *n*); ihre innere trichterförmige Mündung geht in die einzelnen Leibeshöhlen, ihre äussere auf die Seitenfurche der Oberhaut nach aussen. Ursprünglich haben sie wohl eine doppelte Function gehabt, die Abführung des Harns aus dem Myocoel der Episomiten, und die Ausführung der Geschlechtszellen aus dem Gonocoel der Hyposomiten.

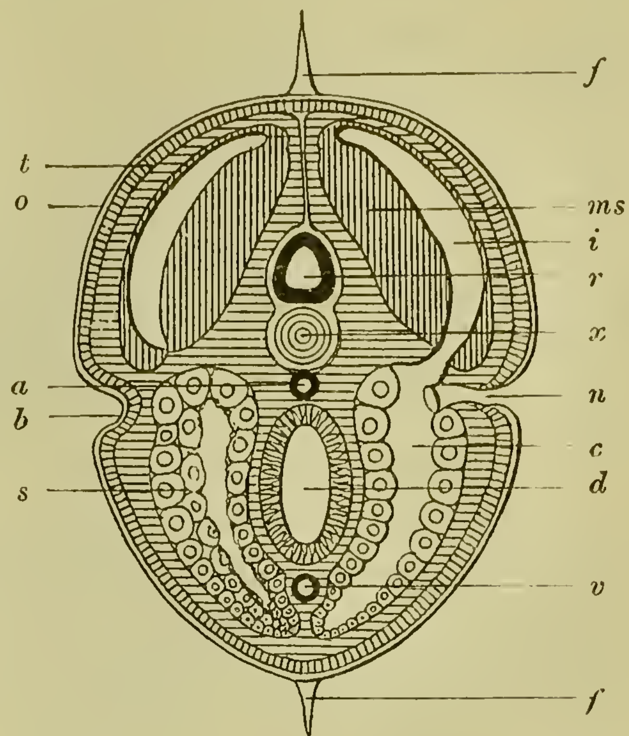


Fig. 162. **Querschnitt durch den Rumpf eines Urwirbelthieres** (*Prospondylus*). *a* Aorta, *b* Seitenfurche (Urnierengang), *d* Dünndarm, *f* Flossensaum der Haut, *i* Muskelhöhle (dorsale Coelomtasche), *ms* Muskeln, *n* Nieren-Canälchen, *o* Oberhaut, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda.

Die interessanten Untersuchungen, welche neuerdings Rückert und Van Wijhe über die Mesoderm-Segmente des Rumpfes und das Excretions-System der Selachier angestellt haben, lehren uns, dass diese „Urfische“ auch hierin sich eng an den Amphioxus anschliessen. Der Querschnitt des Haifisch-Embryo in Fig. 154 (S. 337) zeigt uns die dorsale und ventrale Hälfte der Coelom-Tasche noch in offener Verbindung. In der Mitte des Querschnittes, in der Frontal-Axe, geht das enge Myocoel (oder die spaltförmige „Muskelhöhle“ des Rücken-Segmentes) durch einen engen Verbindungs-Canal (*vb*) unmittelbar über in das weite Gonocoel (*lh*) oder die Leibeshöhle des Bauchsegmentes, aus deren Epithel sich die Geschlechtszellen entwickeln. Jener enge Verbindungs-Canal (*vb*) wird zum Pronephridium oder „Vornieren-Canälchen“, welches die Abscheidungs-Producte beider Leibeshöhlen (den Harn der dorsalen Muskelhöhle und die Geschlechtszellen der ventralen Geschlechtshöhle) nach aussen führt. Später (Fig. 155, S. 337) trennen sich beide Höhlen durch eine Scheidewand. Dann geht die innere Mündung des Nephrocanales nur noch in die untere, ventrale Höhle. Die äussere Mündung fand auf der äusseren Hautfläche statt, und zwar wahrscheinlich in jener Lateral-Furche der Oberhaut, aus welcher sich bei den Cranioten durch Abschnürung der „Urnierengang“

entwickelt (Fig. 157 *ung*). Beim Amphioxus münden sie noch heute, wie kürzlich Boveri entdeckt hat, in den entsprechenden Theil der secundär entstandenen „Mantelhöhle".

Auch bei allen höheren Wirbelthieren entwickeln sich die Nieren, obwohl später ganz anders gebildet, aus den gleichen Anlagen, welche aus jenen segmentalen Pronephridien der Acranier secundär hervorgegangen sind. Die Theile des Mesoderms, in welchen ihre ersten Anlagen auftreten, werden gewöhnlich als „Mittelplatten" oder Gekrösplatten, und ihre segmentalen Abschnitte als Mesomeren bezeichnet. Da in dem Coelom-Epithel dieser Mittelplatten, und zwar nach innen (medialwärts) von den inneren Trichter-Mündungen der Nephrocanäle, die ersten Spuren der Gonaden auftreten, rechnen wir diesen Bezirk des Mesoderms besser zum Bauchleib oder Hyposoma.

Das wichtigste und älteste Organ des Vertebraten-Hyposoms, der Darmcanal, wird gewöhnlich als ein ungegliedertes, nicht der Segmentirung unterworfenes Organ beschrieben. Man kann aber auch umgekehrt behaupten, dass er das älteste von allen metameren Organen der Wirbelthiere ist; denn die Doppelreihe der Coelom-Taschen wächst ja selbst aus der Rückenwand des Urdarms, beiderseits der Chorda, hervor. In dem rasch vorüber gehenden Zeitraum, in welchem beim Amphioxus-Keime jene segmentalen Coelom-Säckchen noch mit dem Urdarm in offener Verbindung stehen, erscheinen sie geradezu wie eine paarige Kette von metameren Darmdrüsen. Aber hiervon abgesehen, zeigt sich bei allen Wirbelthieren ursprünglich eine bedeutungsvolle Gliederung des Kopfdarms, welche dem Rumpfdarm fehlt, die Segmentirung des Kiemendarms, oder die sogenannte „Branchiomerie".

Die Kiemenspalten, welche ursprünglich bei den älteren Acraniern die Wand des Kopfdarms durchbrechen, und die Kiemenbogen, durch welche sie getrennt werden, waren vermuthlich ebenso „segmental" und auf die einzelnen Metameren der Kette vertheilt, wie die Gonaden im Rumpfdarm, und wie die Nephridien (Fig. 163 *ks*). Auch beim Amphioxus werden dieselben noch heute segmental angelegt. Vielleicht bestand bei den älteren (jetzt längst ausgestorbenen) Acraniern eine Arbeitstheilung der Hyposomiten in der Weise, dass diejenigen des Kopfdarms die Athmung, diejenigen des Rumpfdarms die Zeugung übernahmen. Jene entwickelten sich zu Kiementaschen, diese zu Geschlechtstaschen. Pronephridien können in beiden vorhanden gewesen sein. Bei den Wirbelthieren der Gegenwart ist die Branchiomerie so ab-

geändert, und bei den Amnioten so reducirt, dass von vielen Forschern sogar ihre Metamerie geläugnet wird. Bei den Amnioten ist überdies ihre respiratorische Function ganz verloren gegangen. Trotzdem haben sich in ihrem Keime allgemein gewisse Theile derselben durch zähe Vererbung erhalten.

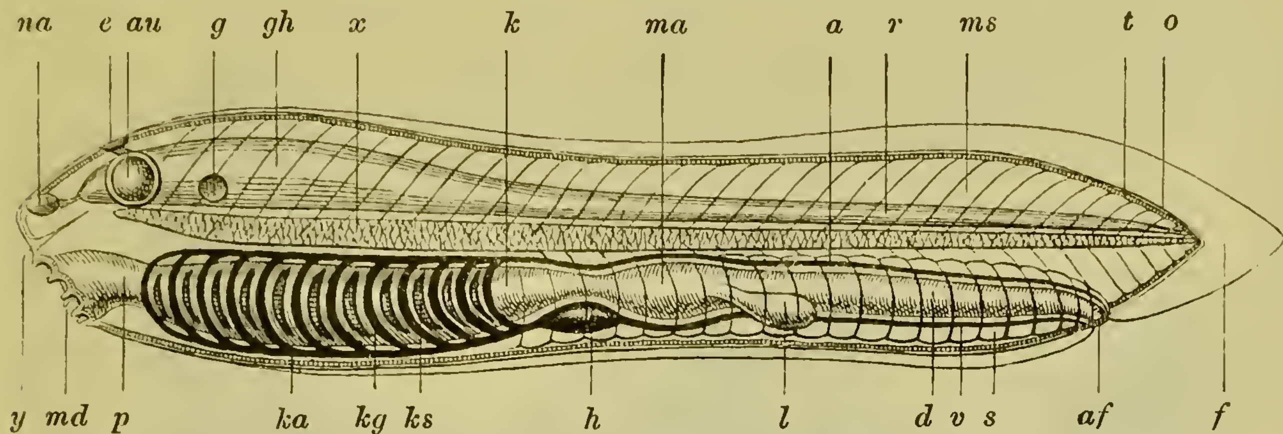


Fig. 163. **Optischer Längsschnitt durch das Urwirbelthier** (*Prospondylus*). *a* Aorta, *af* After, *au* Auge, *d* Dünndarm, *e* Parietal-Auge (Epiphysis), *f* Flossensaum der Haut, *g* Gehörbläschen, *gh* Gehirn, *h* Herz, *k* Kiemendarm, *ka* Kiemen-Arterie, *kg* Kiemen-Gefässbogen, *ks* Kiemenspalten. *l* Leber, *ma* Magen, *md* Mund, *ms* Muskeln, *na* Nase (Geruchsgrube), *o* Oberhaut, *p* Schlund, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda, *y* Hypophysis (Hirnanhang).

Sehr frühzeitig schon zeigen sich beim Embryo des Menschen, wie aller übrigen Amnionthiere, zu beiden Seiten des Kopfes jene merkwürdigen und wichtigen Gebilde, die wir mit dem Namen Kiemenbogen und Kiemenspalten belegen (Taf. I, VI—IX; Fig. 164—166 *f*). Sie gehören zu den charakteristischen und niemals fehlenden Organen des Amnioten-Keimes und treten überall an derselben Stelle und in der gleichen Anordnung und Structur auf. Es bilden sich nämlich rechts und links in der Seitenwand der Kopfdarmhöhle, und zwar in deren vorderstem Theile, erst ein Paar, dann mehrere Paare sackförmiger Ausbuchtungen, welche die ganze Dicke der seitlichen Kopfwand durchbrechen. Dadurch verwandeln sie sich in Spalten, durch welche man von aussen frei in die Schlundhöhle eindringen kann. Zwischen diesen Kiemenspalten oder Schlundspalten verdickt sich die Schlundwand und verwandelt sich in eine bogenförmige oder sichelförmige Leiste: Kiemenbogen oder Schlundbogen. In dieser sondern sich die Muskeln und Skelettheile des Kiemendarms; an ihrer Innenseite steigt später ein Gefässbogen empor (Fig. 163 *ka*). Die Zahl der Kiemenbogen und der mit ihnen abwechselnden Kiemenspalten beträgt bei den höheren Wirbelthieren jederseits 4 bis 5 (Fig. 166 *d*, *f*, *f'*, *f''*). Bei einigen Fischen (Selachiern) und bei den Cyclostomen sind deren noch heute 6 oder 7 zu finden. Die älteren

Wirbelthiere haben deren noch mehr besessen. Ursprünglich hatten diese merkwürdigen Gebilde die Function von Athmungs-Organen: Kiemen. Bei den Fischen tritt noch heute allgemein das zur Athmung dienende Wasser, welches durch den Mund aufgenommen wird, durch die Kiemenspalten an den Seiten des Schlundes nach

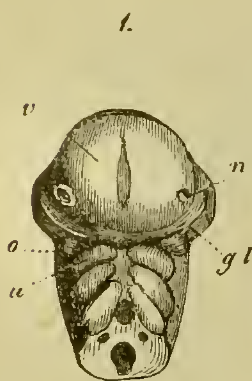


Fig. 164.

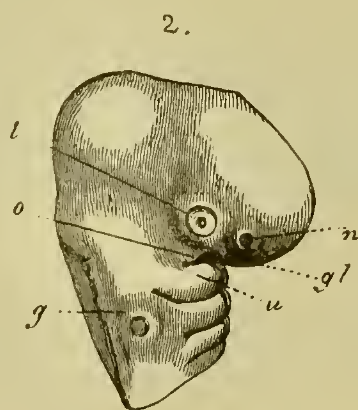


Fig. 165.

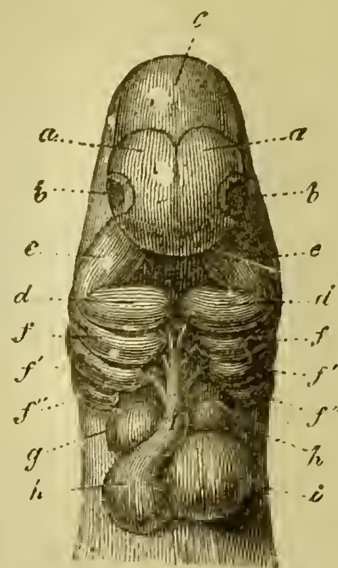


Fig. 166.

Fig. 164, 165. **Kopf eines Hühner-Embryo**, vom dritten Brüte-Tage; 164 von vorn; 165 von der rechten Seite. *n* Nasenanlage (Geruchsgrübchen). *l* Augen-Anlage (Gesichtsgrübchen, Linsenhöhle). *g* Ohr-Anlage (Gehörgrübchen). *v* Vorderhirn. *gl* Augenspalte. Von den drei Paar Kiemenbogen ist der erste in einen Oberkiefer-Fortsatz (*o*) und einen Unterkiefer-Fortsatz (*u*) gesondert. Nach Kölliker.

Fig. 166. **Kopf eines Hunde-Embryo**, von vorn. *a* Die beiden Seitenhälften der vorderen Hirnblase. *b* Augen-Anlagen. *c* Mittlere Hirnblase. *de* Das erste Kiemenbogen-Paar (*e* Oberkiefer-Fortsatz, *d* Unterkiefer-Fortsatz). *f*, *f'*, *f''* Das zweite, dritte und vierte Kiemenbogen-Paar. *g h i k* Herz (*g* rechte, *h* linke Vorkammer; *i* linke, *k* rechte Kammer). *l* Ursprung der Aorta mit drei Paar Aortenbogen, die an die Kiemenbogen gehen. Nach Bischoff.

aussen. Bei den höheren Wirbelthieren verwachsen sie später. Die Kiemenbogen verwandeln sich theilweise in die Kiefer, theilweise in das Zungenbein und die Gehörknöchelchen. Aus der ersten Kiemenspalte wird die Paukenhöhle des Gehör-Organs. (Vergl. Taf. I und VI—IX, erste und zweite Reihe).

Die primäre Gliederung des Wirbelthier-Körpers, welche von den Ursegmenten des Mesoderms ausgeht, betrifft demnach die meisten und wichtigsten Organ-Systeme desselben; im Episom in erster Linie Muskeln und Skelet, im Hyposom Nieren und Gonaden, ausserdem den Kiemendarm. Dazu kommt nun noch eine secundäre Gliederung anderer Organ-Systeme, welche von der ersteren abhängig und durch sie bedingt ist. So bemerken wir in späteren Stadien die Entwickelung einer segmentalen Anordnung der peripheren Nerven und Blutgefässe; erstere geht aus vom Episom, letztere vom Hyposom. Nur wenige Theile des Vertebraten-Orga-

nismus unterliegen gar keiner Metamerie; so die äussere Hautdecke des Körpers, das Tegment. Die Oberhaut (*Epidermis*) bleibt von Anfang an ungegliedert und geht aus der einheitlich angelegten Hornplatte hervor. Aber auch die darunter liegende Lederhaut (Cutis) ist nicht metamer, obwohl sie aus den segmentalen Anlagen der Cutisplatte (der lateralen Lamelle der Episomiten, Fig. 154, 155 *cp*) hervorgeht. Auch in diesen wichtigen Beziehungen stehen die Wirbelthiere in auffallendem und durchgreifendem Gegensatze zu den Gliederthieren.

Ausserdem besitzen nun die meisten Vertebraten noch eine Anzahl von ungegliederten oder monomeren Organen, die locale Producte, durch Anpassung einzelner Körperstellen an bestimmte Special-Functionen entstanden sind. Solche sind im Episom die höheren Sinnes-Organe, und im Hyposom die Gliedmaassen, das Herz und die Milz, sowie die einzelnen grossen Darmdrüsen: Lunge, Leber, Pancreas u. s. w. Das Herz ist ursprünglich weiter nichts, als eine locale spindelförmige Erweiterung des grossen unpaaren Bauchgefässes oder der Principal-Vene, und zwar an der Stelle, wo die „Subintestinal-Vene“ übergeht in die „Branchial-Arterie“, an der Grenze von Kopf und Rumpf (Fig. 166). Die drei höheren Sinnes-Organe, Nase, Auge und Ohr, werden ursprünglich bei allen Cranioten in gleicher Form angelegt, als drei Paar Hautgrübchen an der Seite des Kopfes.

Das Geruchsorgan oder die Nase erscheint in Form von ein Paar kleinen Grübchen oberhalb der Mundöffnung, ganz vorn am Kopf (Fig. 165 *n*). Das Gesichtsorgan oder das Auge tritt dahinter an der Seite des Kopfes auf, ebenfalls in Gestalt eines Grübchens (Eig. 165 *l*, 166 *b*), welchem eine ansehnliche blasenförmige Ausstülpung der vordersten Hirnblase jederseits entgegenwächst. Weiter hinten erscheint ein drittes Grübchen an jeder Seite des Kopfes, die erste Anlage des Gehörorganes (Fig. 165 *g*). Von der späteren, höchst bewunderungswürdigen Zusammensetzung dieser Organe ist jetzt noch keine Spur zu bemerken, ebensowenig von der charakteristischen Bildung des Gesichtes.

Wenn der Embryo des Menschen diese Stufe der Entwickelung erreicht hat, ist er von dem Keime aller höheren Wirbelthiere noch kaum zu unterscheiden (vergl. Taf. I und VI—IX). Alle wesentlichen Theile des Körpers sind jetzt angelegt: der Kopf mit dem Urschädel, den Anlagen der drei höheren Sinnes-Organe und den fünf Hirnblasen, sowie mit den Kiemenbogen und Kiemenspalten; der Rumpf mit dem Rückenmark, der Anlage der Wirbelsäule, der

Kette von Metameren, das Herz und die Hauptblutgefäss-Stämme, und endlich die Urnieren. Der Mensch ist in diesem Keim-Zustande bereits ein höheres Wirbelthier, und doch zeigt er noch keine wesentlichen morphologischen Unterschiede von dem Embryo der

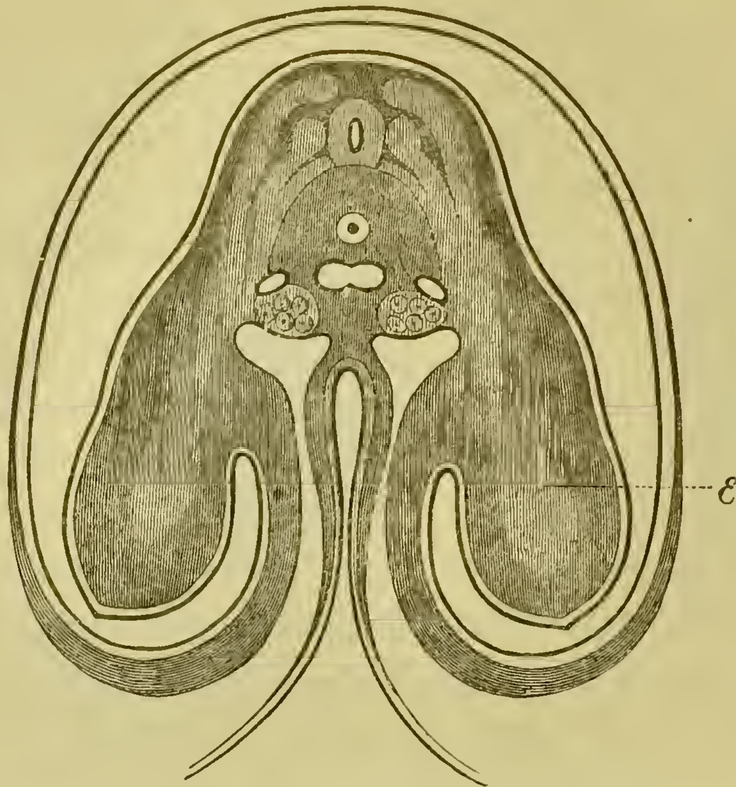


Fig. 167. **Querschnitt durch die Schultergegend** und die Vorderbeine (Flügel-Anlage) eines Hühner-Embryo vom vierten Brüte-Tage, etwa 20mal vergrössert. Neben dem Markrohr sind jederseits drei hellere Stränge in der dunkeln Rückenwand sichtbar, welche sich ein Stück weit in die Anlage des Vorderbeines oder Flügels (ε) fortsetzen. Der oberste derselben ist die Muskelplatte, der mittlere ist die hintere, und der unterste ist die vordere Wurzel eines Rückenmarks-Nerven. Unter der Chorda ist in der Mitte die unpaare Aorta, jederseits derselben eine Cardinal-Vene sichtbar, und unter dieser die Urnieren. Der Darm ist fast geschlossen. Die Bauchwand setzt sich in das Amnion fort, das den Embryo als geschlossene Hülle umgiebt. Nach Remak.

Säugethiere, der Vögel, der Reptilien u. s. w. (Taf. VI—IX, oberste Querreihe). Das ist eine ontogenetische Thatsache von der grössten Bedeutung! Aus ihr folgen die wichtigsten phylogenetischen Schlüsse.

Nun fehlt aber noch vollständig jede Spur der Gliedmaassen. Obgleich Kopf und Rumpf bereits getrennt, obgleich alle wichtigen inneren Organe angelegt sind, ist doch von Gliedmaassen oder „Extremitäten" in diesem Stadium der Entwickelung noch keine Andeutung vorhanden. Diese entstehen erst später. Auch das ist eine Thatsache von allerhöchstem Interesse. Denn sie beweist uns, dass die älteren Wirbelthiere fusslos waren, wie es die niedrigsten lebenden Wirbelthiere (Amphioxus und die Cyclostomen) noch heute sind. Die Nachkommen dieser uralten fusslosen Wirbelthiere haben

erst viel später, im weiteren Laufe ihrer Entwickelung, Extremitäten erhalten, und zwar vier Beine: ein Paar Vorderbeine und ein Paar Hinterbeine. Diese sind überall ursprünglich ganz gleich angelegt, obgleich sie später höchst verschiedenartig sich ausbilden: bei den Fischen zu den Flossen (Brustflossen und Bauchflossen), bei den Vögeln zu den Flügeln und Beinen, bei den kriechenden Thieren zu Vorderbeinen und Hinterbeinen, bei den Affen und Menschen zu

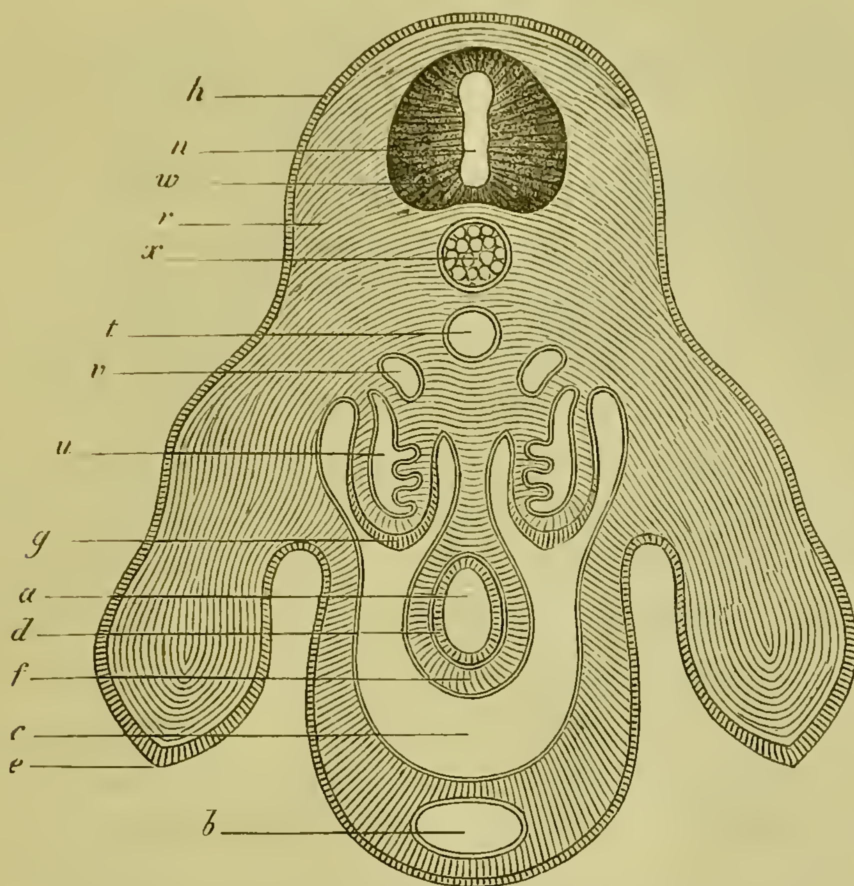


Fig. 168. **Querschnitt durch die Beckengegend** und die Hinterbeine eines Hühner-Embryo vom vierten Brütetage, etwa 40mal vergrössert. *h* Hornplatte. *w* Markrohr. *n* Canal des Markrohrs. *u* Urnieren. *x* Chorda. *e* Hinterbeine. b Allantois-Canal in der Bauchwand. *t* Aorta. *v* Cardinal-Venen. *a* Darm. *d* Darmdrüsenblatt. *f* Darmfaserblatt. *g* Keim-Epithel. *r* Rückenmuskeln. *c* Leibeshöhle oder Coelom. Nach Waldeyer.

Armen und Beinen. Alle diese Theile entstehen aus derselben ganz einfachen ursprünglichen Anlage, welche aus der Rumpfwand secundär hervorwächst (Fig. 167, 168). Sie erscheinen überall in Gestalt von zwei Paar kleinen Knospen, die anfangs ganz einfache, rundliche Höcker oder Platten darstellen. Erst allmählich gestaltet sich sich jede dieser Platten zu einem grösseren Vorsprunge, an welchem ein innerer, schmälerer Theil von einem äusseren, breiteren Theile sich sondert. Letzterer ist die Anlage des Fusses oder der Hand, ersterer die Anlage des Armes oder des Beines. Wie gleichartig die ursprüngliche Anlage der Gliedmaassen bei den verschiedensten Wirbelthieren ist, zeigt Ihnen Taf. VI—IX, S. 352.

Die sorgfältige Untersuchung und denkende Vergleichung der Embryonen des Menschen und anderer Wirbelthiere in diesem Stadium der Ausbildung ist höchst lehrreich und offenbart dem denkenden Menschen tiefere Geheimnisse und schwerwiegendere Wahrheiten, als in den sogenannten „Offenbarungen“ sämmtlicher Kirchenreligionen des Erdballes zusammengenommen zu finden sind. Vergleichen Sie z. B. aufmerksam und nachdenkend die drei aufeinander folgenden Entwickelungsstadien, welche auf den vier nachstehenden Tafeln VI—IX von vierzehn verschiedenen Amnioten dargestellt sind: 1. Eidechse (*E*), 2. Schlange (*A*), 3. Crocodil (*K*), 4. Schildkröte (*T*), 5. Huhn (*G*), 6. Strauss (*Z*), 7. Beutelratte (*B*), 8. Schwein (*S*), 9. Reh (*C*), 10. Rind (*R*), 11. Hund (*H*), 12. Fledermaus (*F*), 13. Kaninchen (*L*) und 14. Mensch (*M*).

In dem ersten Stadium der Entwickelung (in der ersten Querreihe oben, I), in welchem zwar der Kopf mit den fünf Hirnblasen und Kiemenbogen schon deutlich angelegt ist, die Gliedmaassen aber noch gänzlich fehlen, sind die Embryonen aller Wirbelthiere vom Fische bis zum Menschen hinauf theilweise nur ganz unwesentlich, theilweise noch gar nicht verschieden. Im zweiten Stadium (in der mittleren Querreihe, II), wo die Gliedmaassen angelegt sind, beginnen bereits Unterschiede zwischen den Embryonen der niederen und höheren Wirbelthiere aufzutreten; doch ist der Embryo des Menschen auch jetzt noch kaum von demjenigen der höheren Säugethiere zu unterscheiden. Im dritten Stadium endlich (in der unteren Querreihe, III), wo die Kiemenbogen bereits verschwunden und das Gesicht gebildet ist, treten die Differenzen viel deutlicher hervor und werden von nun an immer auffallender. Das sind Thatsachen, deren fundamentale Bedeutung nicht überschätzt werden kann! [100])

Wenn überhaupt ein innerer ursächlicher Zusammenhang zwischen den Vorgängen der Keimesgeschichte und der Stammesgeschichte besteht, wie wir nach den Vererbungs-Gesetzen annehmen müssen, so ergeben sich aus diesen ontogenetischen Thatsachen unmittelbar die wichtigsten phylogenetischen Schlüsse. Denn die durchgreifende wunderbare Uebereinstimmung in der individuellen Entwickelung des Menschen und der übrigen Wirbelthiere ist nur dadurch zu erklären, dass wir die Abstammung derselben von einer gemeinsamen Stammform festhalten. In der That wird diese gemeinsame Descendenz jetzt auch von allen urtheilsfähigen Naturforschern zugegeben, welche keine übernatürliche Schöpfung, sondern eine natürliche Entwickelung der Organismen annehmen.

Dreizehnte Tabelle.

Uebersicht über die fundamentalen Gegensätze in der Organisation der Vertebraten und Articulaten. (Vergl. S. 327—330.)

Vertebration der Wirbelthiere. (Acranier und Cranioten.)	Articulation der Gliederthiere. (Anneliden, Crustaceen, Tracheaten).
1. **Epidermis ohne Cuticula**, nicht gegliedert, ohne Chitin-Decke.	1. **Epidermis mit Cuticular-Panzer** (aus Chitin gebildet, gegliedert).
2. **Skelet axial**, **mit Chorda** und mit Chorda-Scheide. (Inneres Axen-Skelet).	2. **Skelet tegmental. ohne Chorda** und ohne Chorda-Scheide. (Aeusseres Haut-Skelet).
3. **Muskulatur periskeletal** (aus der Wand hohler Coelom-Taschen gebildet, mit Myocoel).	3. **Muskulatur endoskeletal** (aus soliden Mesoderm-Streifen gebildet, ohne Myocoel).
4. **Nervencentrum dorsal**, ursprünglich ungegliedert (Rückenmark). (Einfaches Medullarrohr).	4. **Nervencentrum ventral**, ursprünglich gegliedert (Bauchmark). (Doppelte Bauchganglien-Kette).
5. **Herz ventral**, aus dem Bauchgefäss der Helminthen entstanden.	5. **Herz dorsal**, aus dem Rückengefäss der Helminthen entstanden.
6. **Darm mit Kiemenkammer** (Kopfdarm in einen Kiemenkorb verwandelt, mit Kiemenspalten und ventraler Hypobranchial-Rinne).	6. **Darm ohne Kiemenkammer** (Kopfdarm niemals mit Kiemenspalten; Hypobranchial-Rinne fehlt vollständig).
7. **Nephridien** ursprünglich segmental, mit Myocoel-Verbindung, und mit primärem Vornieren-Gang).	7. **Nephridien** ursprünglich segmental, ohne Myocoel-Verbindung, und ohne primären Vornieren-Gang.
8. **Gonaden** ursprünglich segmental, aus dem **visceralen Mesoblast** entstanden.	8. **Gonaden** ursprünglich segmental, aus dem **parietalen Mesoblast** entstanden.
9. **Leibeshöhlen** (rechte und linke) frühzeitig durch ein **Frontal-Septum** in ein dorsales Myocoel und ein ventrales Gonocoel getheilt (Episomiten und Hyposomiten).	9. **Leibeshöhlen** (rechte und linke) **ohne Frontal-Septum**; daher keine Trennung in dorsale Episomiten und ventrale Hyposomiten.

Erklärung von Tafel VI, VII, VIII, IX.

Vier vergleichende Tafeln von **Amnioten-Embryonen,** aus zwölf verschiedenen Ordnungen.

Die vier Tafeln VI—IX sollen die mehr oder minder bedeutende Uebereinstimmung versinnlichen, welche hinsichtlich der wichtigsten Formverhältnisse zwischen dem Embryo des Menschen und dem Embryo der höheren Wirbelthiere (Amnioten) in frühen Perioden der individuellen Entwickelung besteht. Diese Uebereinstimmung ist um so vollständiger, in je früheren Perioden der Entwickelung die Embryonen des Menschen mit denen der übrigen Wirbelthiere verglichen werden. Sie bleibt um so länger bestehen, je näher die betreffenden ausgebildeten Thiere stammverwandt sind, entsprechend dem „Gesetze des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Formen" (vergl. den folgenden Vortrag, S. 357).

Taf. VI und VII stellen die Embryonen von sechs verschiedenen Sauropsiden in drei verschiedenen Stadien dar, und zwar von vier Reptilien und von zwei Vögeln.

Taf. VIII und IX zeigen die Embryonen von acht verschiedenen Säugethieren aus den entsprechenden drei Stadien. Die Zustände der drei verschiedenen Entwickelungs-Stadien, welche die drei Querreihen (I., II., III.,) darstellen, sind möglichst entsprechend gewählt.

Die erste (oberste) Querreihe, I., stellt ein sehr frühes Stadium dar, mit Kiemenspalten, ohne Beine. Die zweite (mittlere) Querreihe, II., zeigt ein etwas späteres Stadium, mit der ersten Anlage der Beine, noch mit Kiemenspalten. Die dritte (unterste) Querreihe, III., führt ein noch späteres Stadium vor, mit weiter entwickelten Beinen, nach Verlust der Kiemenspalten. Die Hüllen und Anhänge des Embryo-Körpers (Amnion, Dottersack, Allantois) sind weggelassen. Sämmtliche 24 Figuren sind schwach vergrössert, die oberen stärker, die unteren schwächer. Zur besseren Vergleichung sind alle auf nahezu dieselbe Grösse in der Zeichnung reducirt. Alle Embryonen sind von der linken Seite gesehen; das Kopfende ist nach oben, das Schwanzende nach unten, der gewölbte Rücken nach rechts gekehrt. Die Buchstaben bedeuten in allen 24 Figuren dasselbe, und zwar: *v* Vorderhirn, *z* Zwischenhirn, *m* Mittelhirn, *h* Hinterhirn, *n* Nachhirn, *r* Rückenmark, *e* Nase, *a* Auge, *o* Ohr, *k* Kiemenbogen, *c* Herz, *w* Wirbelsäule, *f* Vorderbeine, *b* Hinterbeine, *s* Schwanz[100]).

1. **Eidechse** (*Lacerta*) *E.*	8. **Schwein** (*Sus*) *S.*
2. **Schlange** (*Coluber*) *A.*	9. **Reh** (*Capreolus*) *C.*
3. **Krokodil** (*Alligator*) *K.*	10. **Rind** (*Bos*) *R.*
4. **Schildkröte** (*Chelone*) *T.*	11. **Hund** (*Canis*) *H.*
5. **Huhn** (*Gallus*) *G.*	12. **Fledermaus** (*Rhinolophus*) *F.*
6. **Strauss** (*Struthio*) *Z.*	13. **Kaninchen** (*Lepus*) *L.*
7. **Beutelratte** (*Didelphys*) *B.*	14. **Mensch** (*Homo*) *M.*



E. Haeckel del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

E. Eidechse
Lacerta.

A. Schlange
Coluber.

K. Krokodil
Alligator.

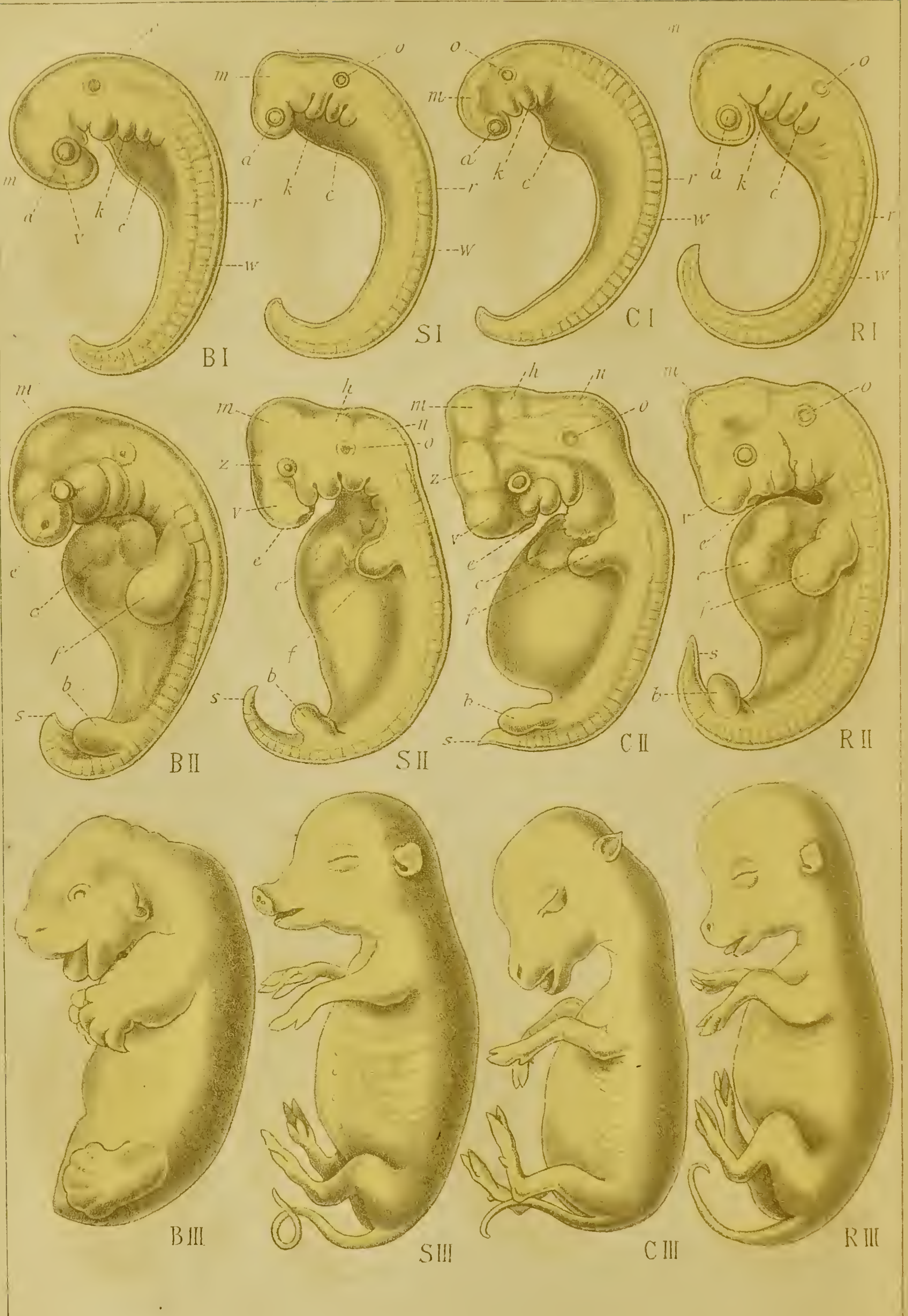


E. Haeckel del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

T. Schildkröte
Chelone.

G. Huhn
Gallus.

Z. Strauss
Struthio.



E. Haeckel del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

B. Beutelthier Didelphys. S. Schwein Sus. C. Reh Capreolus. R. Rind Bos.

Säugethier-Keime



E. Haeckel del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

H. Hund
Canis.

F. Fledermaus
Rhinolophus.

L. Kaninchen
Lepus.

M. Mensch
Homo.

Fünfzehnter Vortrag.

Keimhüllen und Keimkreislauf.

„Ist der Mensch etwas Besonderes? Entsteht er in einer ganz anderen Weise als ein Hund, Vogel, Frosch und Fisch? Giebt er damit denen Recht, welche behaupten, er habe keine Stelle in der Natur und keine wirkliche Verwandtschaft mit der niederen Welt thierischen Lebens? Oder entsteht er in einem ähnlichen Keim, und durchläuft er dieselben langsamen und allmählichen progressiven Modificationen? Die Antwort ist nicht einen Augenblick zweifelhaft, und ist für die letzten dreissig Jahre nicht zweifelhaft gewesen. Ohne Zweifel ist die Entstehungsweise und sind die früheren Entwickelungszustände des Menschen identisch mit denen der unmittelbar unter ihm in der Stufenleiter stehenden Thiere: ohne allen Zweifel steht er in diesen Beziehungen dem Affen viel näher, als die Affen den Hunden.“

Thomas Huxley (1863).

Menschen-Keim und Säugethier-Keim. Jüngste menschliche Embryonen. Keimhüllen der Amnioten. Serolemma und Amnion. Chorion. Allantois und Placenta. Dottersack oder Nabelblase. Entstehung des Herzens und der ersten Blutgefässe. Blutkreislauf des Embryo.

Inhalt des fünfzehnten Vortrages.

Die Säugethier-Organisation des Menschen. Der Mensch besitzt denselben Körperbau wie alle anderen Säugethiere, und sein Keim entwickelt sich in derselben Weise wie derjenige der höheren Wirbelthiere. Das Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Formen. Anwendung desselben auf den Menschen. Gestalt und Grösse des menschlichen Embryo in den ersten vier Wochen. Der Embryo des Menschen ist im ersten Monate seiner Entwickelung demjenigen anderer Säugethiere fast vollständig gleich gebildet. Im zweiten Monate beginnen erst allmählig einige merkliche Unterschiede aufzutreten. Die Anhänge und Hüllen des menschlichen Embryo. Dottersack oder Nabelblase. Allantois oder Harnsack. Placenta oder Mutterkuchen. Bauchstiel und eigenthümliche Placentation des Menschen und der Menschenaffen. Amnion und Serolemma (seröse Hülle). Exocoelom. Das Herz, die ersten Blutgefässe und das Blut bilden sich aus dem Darmfaserblatte. Gefässblatt und Mesenchym. Das Herz schnürt sich von der Wand des Vorderdarmes ab. Paarige Anlage des Herzens bei den Amnioten, cenogenetisch. Der erste Blutkreislauf des Embryo im Fruchthofe: Dotter-Arterien und Dotter-Venen. Der zweite embryonale Blutkreislauf in der Allantois: Nabel-Arterien und Nabel-Venen. Abschnitte der menschlichen Keimesgeschichte.

Litteratur.

Alexander Ecker, 1851—1859. *Icones physiologicae. Erläuterungstafeln zur Physiologie und Entwickelungsgeschichte, Taf.* 25—31.

Albert Kölliker, 1861. *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl.* 1884. (*S.* 86—188.)

William Turner, 1877. *Some general Observations on the Placenta with especial reference to the Theory of Evolution. Journ. of Anat. and Physiol.*

Derselbe, 1878. *On the Placentation of the Apes with a comparison with that of the Human Female. Phil. Trans., Vol.* 169.

Van Beneden *und* **Charles Julin**, 1884. *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Archiv de Biol., Tom. V.*

C. K. Hoffmann, 1884. *Grondtrekken der vergelijkende ontwickelings-geschiedenis. (Mit vielen Litteratur-Angaben.)*

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. (III. Aufl.* 1890.) *X.—XIII. Capitel.*

Emil Selenka, 1883—1887. *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere. (I. Maus. II. Nagethiere. III., IV. Opossum.)*

A. Fleischmann, 1889. *Embryologische Untersuchungen über einheimische Raubthiere.*

Emil Selenka, 1890. *Zur Entwickelung der Affen. (Berlin. Akad. Sitzungsber.* 48.)

Derselbe, *Zur Entstehung der Placenta des Menschen (Biol. Centralbl. X,* 24).

XV.

Meine Herren!

Unter den vielen interessanten Erscheinungen, welche in dem bisherigen Gange der menschlichen Keimesgeschichte uns aufgestossen sind, bleibt eine der wichtigsten Thatsachen, dass die Entwickelung des menschlichen Körpers von Anfang an genau in derselben Weise erfolgt, wie bei den übrigen Säugethieren. In der That finden sich alle die besonderen Eigenthümlichkeiten der individuellen Entwickelung, welche die Säugethiere vor den übrigen Thieren auszeichnen, ebenso auch beim Menschen wieder; schon die Eizelle, mit ihrer eigenthümlichen Hülle (*Zona pellucida*, Fig. 13), zeigt bei allen Säugethieren denselben typischen Bau. Man hat schon längst aus dem Körperbau des ausgebildeten Menschen den Schluss gezogen, dass derselbe im Systeme des Thierreiches seinen natürlichen Platz nur in der Klasse der Säugethiere finden könne. Bereits Linné stellte ihn hier 1735 in seinem grundlegenden „Systema naturae" mit den Affen in einer und derselben Ordnung (*Primates*) zusammen. Durch die vergleichende Keimesgeschichte wird diese Stellung lediglich bestätigt. Wir überzeugen uns, dass auch in der embryonalen Entwickelung, wie im anatomischen Bau, der Mensch sich durchaus ähnlich den höheren Säugethieren und am ähnlichsten den Affen verhält. Wenn wir nun unter Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes das Verständniss dieser ontogenetischen Uebereinstimmung suchen, so ergiebt sich daraus ganz einfach und nothwendig die Abstammung des Menschen von anderen Säugethierformen. Der gemeinsame Ursprung des Menschen und der übrigen Säugethiere von einer einzigen uralten Stammform kann uns danach nicht mehr zweifelhaft sein; und ebensowenig die nächste Blutverwandtschaft des Menschen und der Affen.

Die wesentliche Uebereinstimmung in der gesammten Körperform und im inneren Bau ist beim Embryo des Menschen und der

23*

übrigen Säugethiere selbst noch in demjenigen späten Stadium der Entwickelung vorhanden, in welchem bereits der Säugethier-Körper als solcher unverkennbar ist. (Vergl. S. 352, Taf. VI—IX, zweite Reihe.) Aber in einem etwas früheren Stadium, in welchem bereits die Gliedmaassen, die Kiemenbogen, die Sinnesorgane u. s. w. angelegt sind, können wir die Embryonen der Säugethiere noch nicht als solche erkennen und noch nicht von denjenigen der Vögel und Reptilien unterscheiden. (Taf. VI—IX, oberste Querreihe.) Wenn wir noch frühere Stadien der Entwickelung betrachten, so sind wir nicht einmal im Stande, irgend einen wesentlichen Unterschied im Körperbau zwischen den Embryonen dieser höheren Wirbelthiere und denjenigen der niederen, der Amphibien und Fische, aufzufinden. Gehen wir endlich bis zum Aufbau des Körpers aus den vier secundären Keimblättern zurück, so werden wir durch die Wahrnehmung überrascht, dass diese vier Keimblätter bei allen Wirbelthieren dieselben sind und überall in gleicher Weise am Aufbau der Grundorgane des Körpers sich betheiligen. Wenn wir dann nach der Herkunft dieser vier secundären Keimblätter fragen, so finden wir, dass sie überall in gleicher Weise aus den beiden primären Keimblättern sich entwickeln; diese letzteren aber haben bei sämmtlichen Metazoen (d. h. bei allen Thieren mit Ausnahme der einzelligen Urthiere) dieselbe Bedeutung. Endlich sehen wir, dass die Zellen, welche die beiden primären Keimblätter zusammensetzen, überall durch wiederholte Spaltung aus einer einzigen einfachen Zelle, aus der Stammzelle oder befruchteten Eizelle, ihren Ursprung nehmen.

Diese merkwürdige Uebereinstimmung in den wichtigsten Keimungs-Verhältnissen des Menschen und der Thiere kann nicht genug hervorgehoben werden. Wir werden sie später für unsere monophyletische Descendenz-Hypothese, d. h. für die Annahme der einheitlichen, gemeinsamen Abstammung des Menschen und aller Metazoen von der Gastraea verwerthen. Die ersten Anlagen der wichtigsten Körpertheile und vor allen des ältesten Haupt-Organes, des Darmcanales, sind ursprünglich überall identisch; sie erscheinen immer in derselben einfachsten Form. Alle die Eigenthümlichkeiten aber, durch welche sich die verschiedenen kleineren und grösseren Gruppen des Thierreiches von einander unterscheiden, treten im Laufe der Keimes-Entwickelung erst allmählich nach einander auf, und zwar um so später, je näher sich die betreffenden Thiere im System des Thierreiches stehen. Diese letztere Erscheinung lässt sich in einem bestimmten Gesetze formuliren, welches gewisser-

maassen als Zusatz oder Anhang zu unserem biogenetischen Grundgesetze betrachtet werden kann. Das ist das Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Thierformen. Dasselbe lautet: Je näher sich zwei erwachsene, ausgebildete Thiere ihrer ganzen Körperbildung nach stehen, je enger dieselben daher im Systeme des Thierreiches verbunden sind, desto länger bleibt auch ihre embryonale Form identisch, desto längere Zeit hindurch sind die Embryonen, die Jugendformen derselben überhaupt gar nicht oder nur durch untergeordnete Merkmale zu unterscheiden. Dieses Gesetz gilt für alle Thiere, deren Keimesgeschichte in der Hauptsache ein erblicher Auszug der Stammesgeschichte ist, bei denen die ursprüngliche Form der Entwickelung durch Palingenesis getreu vererbt wird. Wo hingegen diese letztere durch Cenogenesis oder Entwickelungs-Störung abgeändert ist, da finden wir jenes Gesetz beschränkt, und zwar um so stärker, je mehr neue Entwickelungs-Verhältnisse durch Anpassung eingeführt sind (vergl. den I. Vortrag, S. 6—12) [100]).

Wenn wir dieses Gesetz des ontogenetischen Zusammenhangs der systematisch (und daher auch phylogenetisch) verwandten Formen auf den Menschen anwenden und mit Beziehung auf dasselbe die frühesten menschlichen Zustände rasch an uns vorübergehen lassen, so fällt uns zuerst im Beginne der Keimesgeschichte die morphologische Identität der Eizelle des Menschen und der übrigen Säugethiere auf (Fig. 1, 13). Alle Eigenthümlichkeiten, welche das Säugethier-Ei auszeichnen, besitzt auch das menschliche Ei; insbesondere jene charakteristische Bildung seiner Hülle (*Zona pellucida*), welche dasselbe von dem Ei aller übrigen Thiere deutlich unterscheidet. Wenn der Embryo des Menschen ein Alter von vierzehn Tagen erreicht hat, bildet er eine kugelige Keimblase (— oder richtiger „Keimdarmblase“ —) von ungefähr 4 mm Durchmesser. Eine verdickte Stelle ihrer Wand bildet einen einfachen, sohlenförmigen Keimschild von 2 mm Länge (Fig. 178). Auf der Rückenseite desselben zeigt sich in der Mittellinie die geradlinige Medullar-Furche, begrenzt von den beiden parallelen Rückenwülsten oder Markwülsten. Hinten geht dieselbe durch den neurenterischen Canal in den Urdarm oder die Primitivrinne über. Von dieser geht die Einstülpung der beiden Coelom-Taschen in der gleichen Weise aus, wie bei den übrigen Säugethieren (vergl. Fig. 93, 94, S. 241). In der Mitte des sohlenförmigen Keimschildes beginnen bald darauf die ersten Ursegmente aufzutreten. Der menschliche

Embryo ist in diesem Alter nicht zu unterscheiden von demjenigen anderer Säugethiere, z. B. des Kaninchens und des Hundes.

Eine Woche später, also nach dem Verlaufe von einundzwanzig Tagen, hat der menschliche Embryo bereits die doppelte Länge erreicht; er ist jetzt zwei Linien oder gegen fünf Millimeter lang und zeigt uns bereits in der Seiten-Ansicht die charakteristische Krümmung des Rückens, die Anschwellung des Kopfendes, die erste Anlage der drei höheren Sinnesorgane und die Anlage der Kiemenspalten, welche die Seiten des Halses durchbrechen (Fig. 169 III;



Fig. 169. **Menschliche Keime oder Embryonen aus der zweiten bis fünfzehnten Woche, in natürlicher Grösse,** von der linken Seite gesehen, der gewölbte Rücken nach rechts gekehrt, (grösstentheils nach Ecker). II. Mensch von 14 Tagen, III. von 3 Wochen, IV. von 4 Wochen, V. von 5 Wochen, VI. von 6 Wochen, VII. von 7 Wochen, VIII. von 8 Wochen, XII. von 12 Wochen, XV. von 15 Wochen.

Taf. IX, Fig. *MI*). Hinten aus dem Darme ist die Allantois hervorgewachsen. Der Embryo ist bereits vollständig vom Amnion umschlossen und hängt nur noch in der Mitte des Bauches durch den Dottergang mit der Keimblase zusammen, die sich in den Dottersack verwandelt. Es fehlen aber in diesem Entwickelungs-Stadium noch vollständig die Extremitäten oder Gliedmaassen; weder von

Armen noch von Beinen ist eine Spur vorhanden. Das Kopfende hat sich allerdings schon bedeutend vom Schwanzende gesondert oder differenzirt; auch treten vorn die ersten Anlagen der Hirnblasen, sowie unten am Vorderdarm das Herz schon mehr oder weniger deutlich hervor. Aber ein eigentliches Gesicht ist noch nicht ausgebildet. Auch suchen wir vergebens nach irgend einem besonderen Charakter, welcher in diesem Stadium den menschlichen Embryo von dem der anderen Säugethiere unterschiede. (Vergl. die Figuren der obersten Reihe auf Taf. VI—IX.)[103]

Abermals eine Woche später, nach Ablauf der vierten Woche, am 28.—30. Tage der Entwickelung, hat der menschliche Embryo eine Länge von vier bis fünf Linien oder ungefähr einem Centimeter erreicht (Fig. 169 IV; Taf. IX, Fig. *M II*). Wir können jetzt deutlich den Kopf mit seinen verschiedenen Theilen unterscheiden: im Inneren desselben die fünf primitiven Hirnblasen (Vorderhirn, Mittelhirn, Zwischenhirn, Hinterhirn und Nachhirn); unten am Kopfe die Kiemenbogen, welche die Kiemenspalten trennen; an den Seiten des Kopfes die Anlagen der Augen, ein Paar Grübchen der äusseren Haut, denen ein Paar einfache Bläschen aus der Seitenwand des Vorderhirns entgegenwachsen (Fig. 170, 171 *a*).

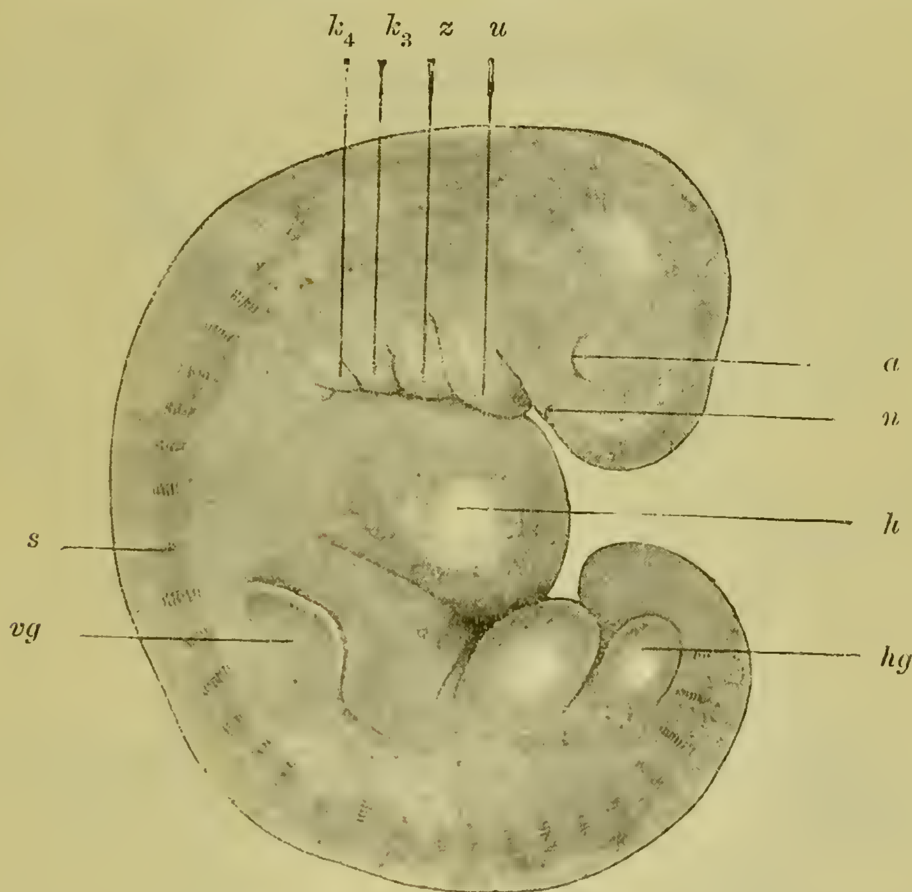


Fig. 170. **Sehr junger Menschen-Embryo, aus der vierten Woche,** 6 mm lang (der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen), nach Rabl. *n* Nasengrübchen. *a* Auge. *u* Unterkiefer. *z* Zungenbeinbogen. k^3, k^4 dritter und vierter Kiemenbogen. *h* Herz. *s* Ursegmente. *vg* Vordergliedmaasse (Arm). *hg* Hintergliedmaasse (Bein).

Weit hinter den Augen, über dem letzten Kiemenbogen, ist die bläschenförmige Anlage des Gehörorganes sichtbar. In sehr starker, fast rechtwinkeliger Krümmung geht der sehr grosse Kopf in den Rumpf über. Dieser hängt in der Mitte der Bauchseite noch mit der Keimdarmblase zusammen; allein der Embryo hat sich schon stärker von derselben abgeschnürt, so dass sie bereits als Dottersack heraushängt. Wie der vordere Theil, so ist auch der hintere Theil des Körpers sehr stark gekrümmt, so dass das zugespitzte Schwanzende gegen den Kopf hin gerichtet ist. Der Kopf ist mit dem Gesichtstheil ganz auf die noch offene Brust herabgesunken. Die Krümmung wird bald so stark, dass der Schwanz fast die Stirn berührt (Fig. 169 V; Fig. 171). Man kann dann eigentlich drei oder vier besondere Krümmungen an der gewölbten Rückenseite unterscheiden, nämlich eine Scheitelkrümmung oder „vordere Kopfkrümmung" in der Gegend der zweiten Hirnblase, eine Nackenkrümmung oder „hintere Kopfkrümmung" am Anfang des Rückenmarks, und eine Schwanzkrümmung am hintersten Ende. Diese starke Krümmung theilt der Mensch nur mit den drei höheren

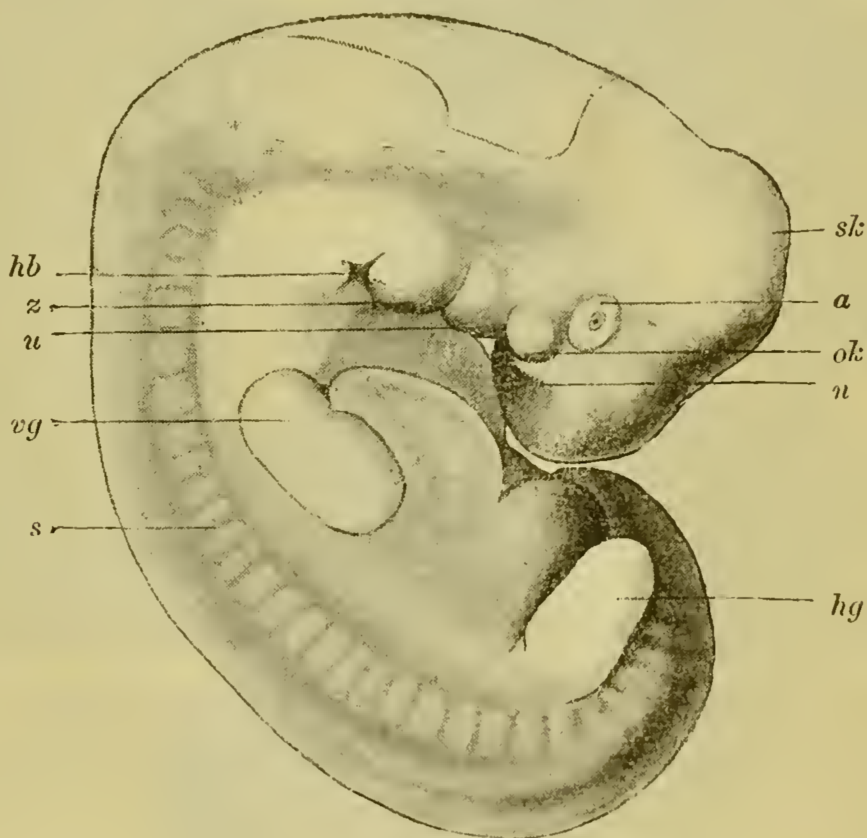
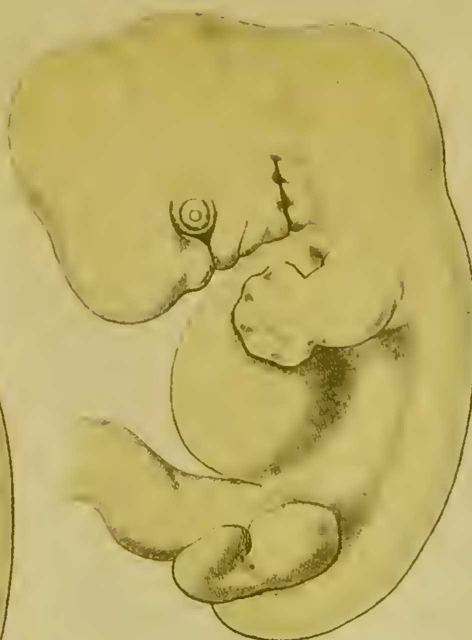


Fig. 171. **Menschen-Embryo aus der Mitte der fünften Woche**, 9 mm lang, nach Rabl. Buchstaben wie in der Fig. 170; ausserdem: *sk* Scheitelkrümmung. *ok* Oberkiefer. *hb* Halsbucht.

Wirbelthier-Klassen (den Amnionthieren), während sie bei den niederen viel schwächer oder gar nicht ausgesprochen ist. Der Mensch hat in diesem Alter von vier Wochen einen recht ansehnlichen Schwanz, der doppelt so lang als das Bein ist. Die Anlagen der



40 Tage



34 Tage



31 Tage



50 Tage



60 Tage

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

Gliedmaassen sind jetzt bereits deutlich abgesetzt: vier ganz einfache Knospen von der Gestalt einer rundlichen Platte, ein Paar Vorderbeine (*vg*) und ein Paar Hinterbeine (*hg*), die ersteren ein wenig grösser als die letzteren [104]).

Wenn wir den menschlichen Embryo in diesem einmonatlichen Alter öffnen (Fig. 172), so finden wir in der Leibeshöhle bereits

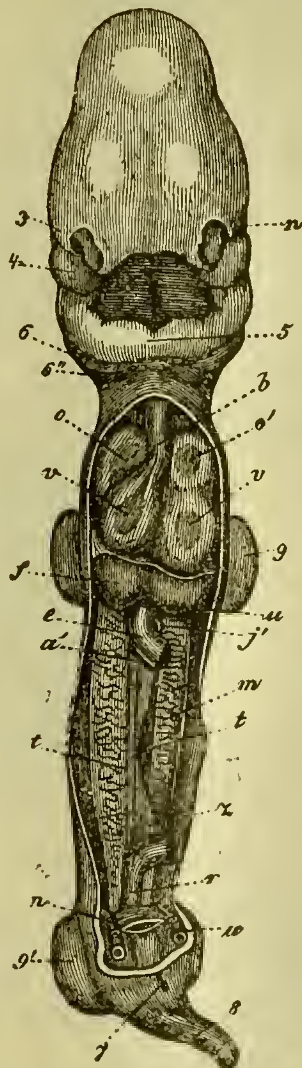


Fig. 172.

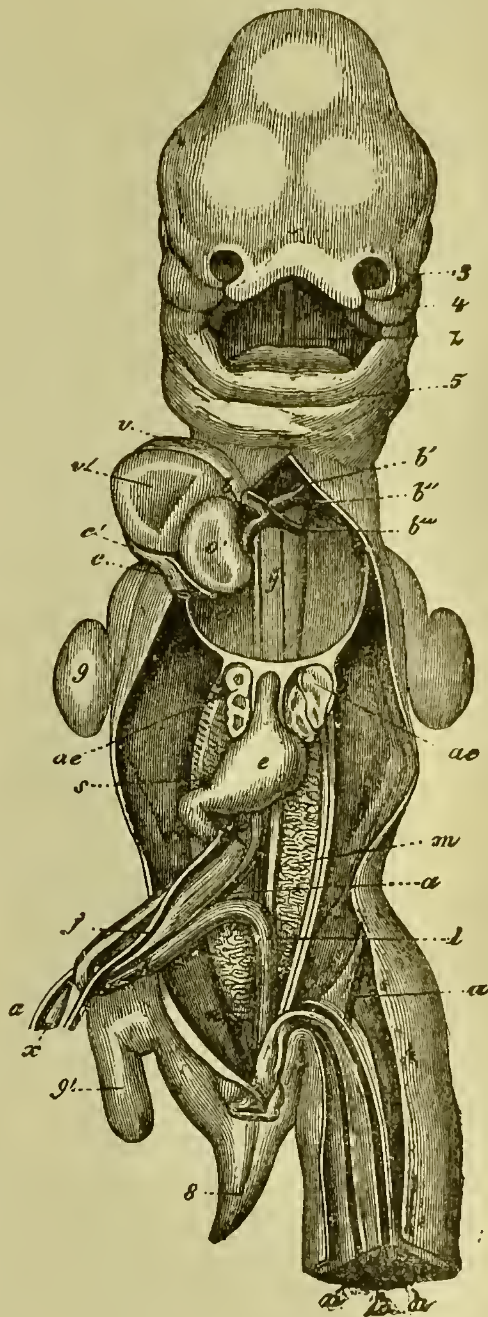


Fig. 173.

Fig. 172. **Menschlicher Embryo, vier Wochen alt,** von der Bauchseite, geöffnet. Brustwand und Bauchwand sind weggeschnitten, so dass der Inhalt der Brusthöhle und Bauchhöhle frei liegt. Auch sind sämmtliche Anhänge (Amnion, Allantois, Dottersack) entfernt, ebenso der mittlere Theil des Darmes. *n* Auge. 3 Nase. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen. *ov* Herz (*o* rechte, *o*′ linke Vorkammer; *v* rechte, *v*′ linke Kammer). *b* Ursprung der Aorta. *f* Leber (*u* Nabelvene). *e* Darm (mit der Dotterarterie, bei *a*′ abgeschnitten). *j*′ Dottervene. *m* Urniere. *t* Anlage der Geschlechtsdrüse. *r* Enddarm (nebst dem Gekröse, *z*, abgeschnitten). *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene. 7 After. 8 Schwanz. 9 Vorderbein. 9′ Hinterbein. (Nach Coste.)

Fig. 173. **Menschlicher Embryo, fünf Wochen alt,** von der Bauchseite, geöffnet (wie Fig. 172). Brustwand, Bauchwand und Leber sind entfernt. 3 Aeusserer Nasenfortsatz. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. *z* Zunge. *v* Rechte, *v*′ linke Herzkammer. *o*′ Linke Herzvorkammer. *b* Ursprung der Aorta. *b*′*b*″*b*‴ Erster, zweiter, dritter Aortenbogen. *c c*′ *c*″ Hohlvenen. *ae* Lungen (*y* Lungenarterie). *e* Magen. *m* Urnieren. (*j* Linke Dottervene. *s* Pfortader. a Rechte Dotterarterie. *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene). *x* Dottergang. *i* Enddarm. 8 Schwanz. 9 Vorderbein. 9′ Hinterbein. Die Leber ist entfernt. (Nach Coste.)

den Darmcanal angelegt und von der Keimblase grösstentheils abgeschnürt. Mund- und After-Oeffnung sind auch schon vorhanden. Aber die Mundhöhle ist noch nicht von der Nasenhöhle getrennt und das Gesicht überhaupt noch nicht gebildet. Hingegen zeigt

das Herz bereits alle vier Abtheilungen; es ist sehr gross und füllt fast die ganze Brusthöhle aus (Fig. 172 *ov*). Hinter ihm liegen die ganz kleinen Anfänge der Lungen versteckt. Sehr gross sind die Urnieren (*m*), welche den grössten Theil der Bauchhöhle erfüllen und von der Leber (*f*) bis zum Beckendarm hinreichen. Sie sehen also, dass jetzt, am Ende des ersten Monats, alle wesentlichen Körpertheile bereits fertig angelegt sind. Dennoch sind auch in diesem Stadium noch keine Merkmale vorhanden, durch welche sich der menschliche Embryo von dem des Hundes oder des Kaninchens, des Rindes oder des Pferdes, kurz von dem aller höheren Säugethiere wesentlich unterschiede. Alle diese Embryonen besitzen jetzt noch im Ganzen die gleiche Gestalt und sind von dem Menschen höchstens durch die gesammte Körpergrösse oder durch ganz unbedeutende Unterschiede in der Grösse der einzelnen Theile verschieden. So ist z. B. der Kopf im Verhältnisse zum Rumpfe beim Menschen ein wenig grösser als beim Rinde. Der Schwanz ist beim Hunde etwas länger, als beim Menschen. Aber das Alles sind, wie Sie sehen, ganz geringfügige Differenzen. Hingegen ist die ganze innere Organisation, die Form, Lage und Zusammensetzung der einzelnen Körpertheile beim Embryo des Menschen von vier Wochen und bei den Embryonen der anderen Säugethiere aus den entsprechenden Stadien im Wesentlichen dieselbe.

Anders verhält es sich schon im zweiten Monate der menschlichen Entwickelung. Fig. 169 stellt einen Menschenkeim bei VI von 6 Wochen, bei VII von 7 Wochen und bei VIII von 8 Wochen in natürlicher Grösse dar. Jetzt beginnen allmählich die Unterschiede mehr hervorzutreten, welche den menschlichen Embryo von demjenigen des Hundes und der niederen Säugethiere trennen. Schon nach 6, und noch mehr nach 8 Wochen sind bereits bedeutende Differenzen sichtbar, namentlich in der Kopfbildung (Taf. IX, Fig. *M III* etc.). Die Grösse der einzelnen Abschnitte des Gehirns ist jetzt beträchtlicher beim Menschen; der Schwanz umgekehrt erscheint kürzer. Andere Unterschiede sind zwischen dem Menschen und den niederen Säugethieren in der relativen Grösse innerer Theile zu finden. Aber auch in dieser Zeit ist der menschliche Keim von dem Embryo der nächstverwandten Säugethiere, der Affen, namentlich der anthropomorphen Affen, noch sehr wenig verschieden. Die Merkmale, durch welche wir den Embryo des Menschen von demjenigen der Affen sofort unterscheiden können, treten erst später deutlicher hervor. Selbst in einem weit vorgeschritteneren Stadium der Entwickelung, wo wir den menschlichen Embryo gegenüber

demjenigen der Hufthiere augenblicklich erkennen, ist derselbe dem Embryo der höheren Affen noch höchst ähnlich. Endlich erscheinen später auch diese Merkmale, und wir können während der letzten vier Monate des menschlichen Embryo-Lebens, vom sechsten bis neunten Monate der Schwangerschaft, den menschlichen Embryo auf den ersten Blick sicher von demjenigen aller übrigen Säugethiere unterscheiden. Dann machen sich auch bereits die Unterschiede der verschiedenen Menschen-Rassen, namentlich hinsichtlich der Schädelbildung, geltend. (Vergl. Taf. XII—XIV.)

Die auffallende Aehnlichkeit, welche zwischen den Embryonen des Menschen und der höheren Affen sehr lange Zeit besteht, verschwindet übrigens bei den niederen Affen viel früher. Am längsten bleibt sie natürlich bei den grossen anthropomorphen Affen bestehen (Gorilla, Schimpanse, Orang, Gibbon). Die physiognomische Aehnlichkeit in der Gesichtsbildung, durch welche uns diese Menschen-Affen überraschen, nimmt jedoch mit dem zunehmenden Alter immer mehr ab. Dagegen bleibt sie zeitlebens bei dem merkwürdigen Nasen-Affen von Borneo bestehen (Fig. 174), dessen



Fig. 174.



Fig. 175.

Fig. 174. **Der Kopf des Nasenaffen** (*Semnopithecus nasicus*) von Borneo. Nach Brehm.

Fig. 175. **Der Kopf der Miss Julia Pastrana.** Nach einer Photographie von Hintze.

schön geformte stattliche Nase mancher Mensch, bei dem dieses Organ zu kurz gerathen, mit Neid betrachten wird. Wenn man das Gesicht dieses Nasen-Affen mit demjenigen von besonders affenähnlichen Menschen (z. B. der berüchtigten Miss Julia Pastrana, Fig. 175) vergleicht, so wird der erstere als eine höhere Entwickelungsform gegenüber den letzteren erscheinen. Bekanntlich sind viele Menschen der Ansicht, dass gerade in ihrer Gesichtsbildung sich das „Ebenbild Gottes“ unverkennbar abspiegele. Wenn der Nasenaffe diese sonderbare Ansicht theilt, dürfte er

darauf wohl mehr Anspruch erheben, als jene kurznasigen oder mit Stumpfnase versehenen Menschen[105]).

Diese stufenweise fortschreitende Sonderung, die zunehmende Divergenz der menschlichen von der thierischen Form, welche auf dem Gesetze des ontogenetischen Zusammenhanges der systematisch verwandten Formen beruht, offenbart sich nun nicht allein in der Bildung der äusseren Körperform, sondern ebenso auch in der Gestaltung der inneren Organe. Sie offenbart sich ferner ebenso in der Gestaltung der Hüllen und Anhänge, die wir aussen um den Embryo herum finden, und welche wir jetzt zunächst etwas näher betrachten wollen. Zwei von diesen Anhängen, das Amnion und die Allantois, kommen nur den drei höheren Wirbelthierklassen zu, während der dritte, der Dottersack, sich bei den meisten Wirbelthieren findet. Dieser Umstand ist von hoher Bedeutung und liefert uns wesentliche Anhaltspunkte zur Feststellung des menschlichen Stammbaumes.

Was nun zunächst die äussere Eihülle betrifft, welche das ganze im Fruchtbehälter der Säugethiere eingebettete Ei umschliesst, so verhält sich diese beim Menschen ebenso wie bei den höheren Säugethieren. Ursprünglich ist das Ei, wie Sie sich erinnern werden, von dem glashellen, structurlosen *Ovolemma* oder der *Zona pellucida* umschlossen (Fig. 1, 13). Aber sehr bald, schon in den ersten Wochen der Entwickelung, tritt an deren Stelle die bleibende Zottenhaut (*Chorion*). Dieselbe entsteht aus dem äusseren Faltenblatte des Amnion, dem *Serolemma* oder der sogenannten „serösen Hülle“, deren Bildung wir sogleich betrachten werden. Bei ihrer Entstehung ist die „seröse Hülle“ eine ganz einfache, glatte, rings geschlossene Blase; sie umgiebt den Embryo mit seinen Anhängen wie ein weiter, überall geschlossener Sack; der Zwischenraum zwischen beiden, mit klarer, wässeriger Flüssigkeit erfüllt, ist das *Serocoelon* oder die Interamnionhöhle („extra-embryonale Leibeshöhle“). Aber frühzeitig bedeckt sich die glatte Aussenfläche des Sackes mit sehr zahlreichen kleinen Zotten, die eigentlich hohle Ausstülpungen von der Form eines Handschuhfingers sind (Fig. 176, 190 *z*, 191 *chz*). Dieselben verästeln sich und wachsen in die entsprechenden Vertiefungen hinein, welche die schlauchförmigen Drüsen der Schleimhaut des mütterlichen Fruchtbehälters bilden. So erhält das Ei seine bleibende feste Lage (Fig. 176—181).

Schon an menschlichen Eiern von 8—12 Tagen ist diese äussere Eihaut, die wir kurzweg Zottenhaut nennen werden, allenthalben mit kleinen Zotten bedeckt und bildet eine Kugel oder

ein Sphäroid von 6—8 Millimeter Durchmesser (Fig. 176—178). Indem sich im Inneren eine grössere Menge von Flüssigkeit ansammelt, dehnt sich die Zottenhaut immer mehr aus, so dass der Embryo nur einen kleinen Theil vom inneren Raum der Eiblase erfüllt. Zugleich werden die Zotten des Chorion immer zahlreicher und grösser. Ihre Aeste verzweigen sich stärker. Während die



Fig. 176.

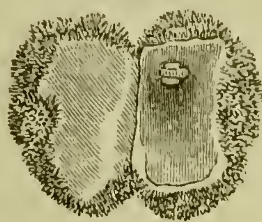


Fig. 177.

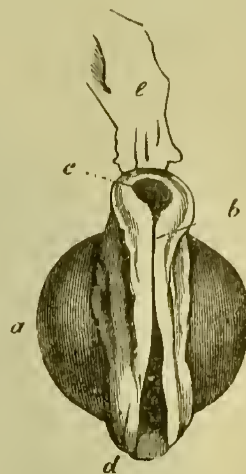


Fig. 178.



Fig. 179.

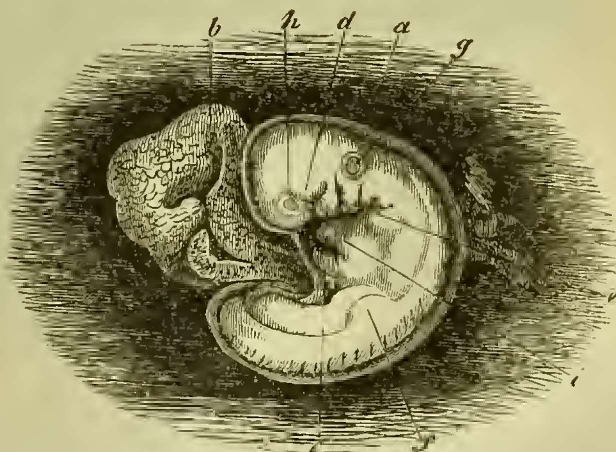


Fig. 180.

Fig. 176. **Menschliches Ei** von 12—13 Tagen (?), nach Allen Thomson. 1. Nicht geöffnet, in natürlicher Grösse. 2. Geöffnet und vergrössert. Innerhalb der äusseren Zottenhaut (Chorion) liegt auf der grossen Keimdarmblase links oben der kleine gekrümmte Keim.

Fig. 177. **Menschliches Ei** von 10 Tagen, nach Allen Thomson, in natürlicher Grösse und geöffnet; in der rechten Hälfte oben rechts der kleine Keim.

Fig. 178. **Menschlicher Keim** von 10 Tagen, aus dem vorigen Ei genommen, zehnmal vergrössert. *a* Dottersack. *b* Nackentheil (wo die Markfurche schon geschlossen ist). *c* Kopftheil (mit offener Markfurche). *d* Hintertheil (mit offener Markfurche). *e* ein Fetzen vom Amnion.

Fig. 179. **Menschliches Ei** von 20—22 Tagen, nach Allen Thomson, in natürlicher Grösse, geöffnet. Die äussere Zottenhaut bildet eine geräumige Blase, an deren Innenwand der kleine Keim (rechts oben) durch einen kurzen Nabelstrang befestigt ist.

Fig. 180. **Menschlicher Keim** von 20—22 Tagen, aus dem vorigen Ei genommen, vergrössert. *a* Amnion. *b* Dottersack. *c* Unterkiefer-Fortsatz des ersten Kiemenbogens. *d* Oberkiefer-Fortsatz desselben. *e* Zweiter Kiemenbogen (dahinter noch zwei kleinere). Drei Kiemenspalten sind deutlich sichtbar. *f* Anlage des Vorderbeins. *g* Gehörbläschen. *h* Auge. *i* Herz.

Zotten anfänglich die ganze Oberfläche bedecken, werden sie später auf dem grössten Theile derselben rückgebildet; sie entwickeln sich dafür um so stärker an einer Stelle, dort nämlich, wo sich aus der Allantois die Placenta bildet.

Wenn wir das Chorion eines menschlichen Embryo von drei Wochen öffnen, so finden wir an der Bauchseite des Keimes einen grossen, runden, mit Flüssigkeit gefüllten Sack. Das ist der



Fig. 181. **Menschlicher Embryo mit seinen Hüllen,** sechs Wochen alt. Die äussere Hülle des ganzen Eies bildet das mit verästelten Zotten dicht bedeckte Chorion, hervorgegangen aus der serösen Hülle. Der Embryo ist von dem zartwandigen Amnion-Sack umschlossen. Der Dottersack ist auf ein kleines birnförmiges „Nabelbläschen" reducirt; der dünne Stiel desselben, der lange „Dottergang" ist im Nabelstrang eingeschlossen. In letzterem liegt hinter dem Dottergang der viel kürzere Stiel der Allantois, deren innere Lamelle (Darmdrüsenblatt) bei den meisten Säugethieren ein ansehnliches Bläschen darstellt, während die äussere Lamelle sich an die Innenwand der äusseren Eihaut anlegt und hier die Placenta bildet. (Halbschematisch.)

Dottersack oder die sogenannte „Nabelblase", deren Entstehung wir schon früher kennen gelernt haben. Je grösser der Embryo wird, desto kleiner wird umgekehrt der Dottersack. Später erscheint sein Rest nur noch als ein kleines, birnförmiges Bläschen, das, an einem langen, dünnen Stiel befestigt, aus dem offenen Bauch des Keimes hervorhängt (Fig. 181). Dieser Stiel ist der Dottergang und wird beim Verschlusse des Nabels endlich vom Körper getrennt. Die Wand des Nabelbläschens besteht, wie Sie sich

erinnern werden, aus einer inneren Lamelle, dem Darmdrüsenblatte, und einer äusseren Lamelle, dem Darmfaserblatte. Sie ist also aus denselben Bestandtheilen wie die Darmwand selbst zusammengesetzt und bildet in der That eine unmittelbare Fortsetzung derselben. Bei den Vögeln und Reptilien, wo der Dottersack viel grösser ist, enthält er eine beträchtliche Menge von Nahrungsmaterial, eiweiss- und fettartigen Stoffen. Diese treten durch den Dottergang in die Darmhöhle ein und dienen zur Ernährung; ebenso bei den eierlegenden Schnabelthieren oder Monotremen. Bei

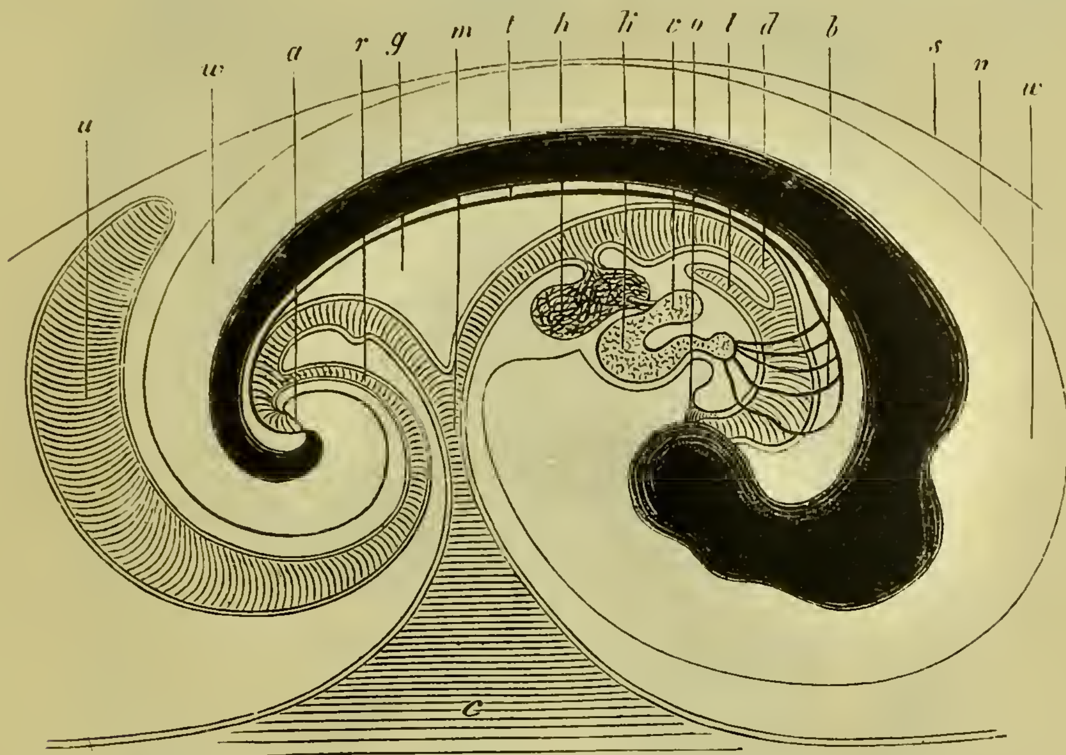


Fig. 182. **Medianer Längsschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (vom fünften Tage der Bebrütung), von der rechten Seite gesehen (Kopf rechts, Schwanz links). Rückenleib (Episoma) schwarz, mit convexer Rückenfläche. *d* Darm. *o* Mund. *a* After. *h* Leber. *g* Gekröse *l* Lunge. *v* Herzvorkammer. *k* Herzkammer. *b* Arterienbogen. *t* Aorta. *c* Dottersack. *m* Dottergang. *u* Allantois. *r* Stiel der Allantois. *n* Amnion. *w* Amnionhöhle. *s* Seröse Hülle. Nach Baer.

den übrigen, lebendig gebärenden Säugethieren hat der Dottersack eine viel geringere Bedeutung für die Ernährung des Keimes und wird bereits in früher Zeit rückgebildet.

Hinter dem Dottersack bildet sich schon frühzeitig am Bauche des Säugethier-Embryo ein zweiter Anhang, der für diesen eine viel grössere Bedeutung besitzt. Das ist die Allantois oder der „Urharnsack", ein wichtiges embryonales Organ, welches nur den drei höheren Wirbelthierklassen zukommt. Bei allen Amnioten wächst die Allantois schon frühzeitig aus dem hinteren Ende des Darmcanales, aus der Beckendarmhöhle hervor (Fig. 182 *r*, *u*, 183 *ALC*). Sie ist aufzufassen als eine Verlängerung der Harnblase

der Amphibien, welche bei den von diesen abstammenden Protamnioten (— den Stammformen der Amnionthiere —) aus dem Coelom des Embryo hervorgewachsen ist, um nun an dessen Ernährung Theil zu nehmen. Ihre erste Anlage erscheint als ein kleines Bläschen am Rande der Beckendarmhöhle, stellt eine Ausstülpung des Darmes dar und besitzt also ebenfalls (wie der Dottersack) eine zweiblättrige Wand. Die Höhlung des Bläschens ist ausgekleidet von dem Darmdrüsenblatte, und die äussere Lamelle der Wand wird gebildet von dem verdickten Darmfaserblatte. Das kleine Bläschen wird grösser und grösser, und wächst zu einem ansehnlichen, mit Flüssigkeit gefüllten Sacke heran, in dessen

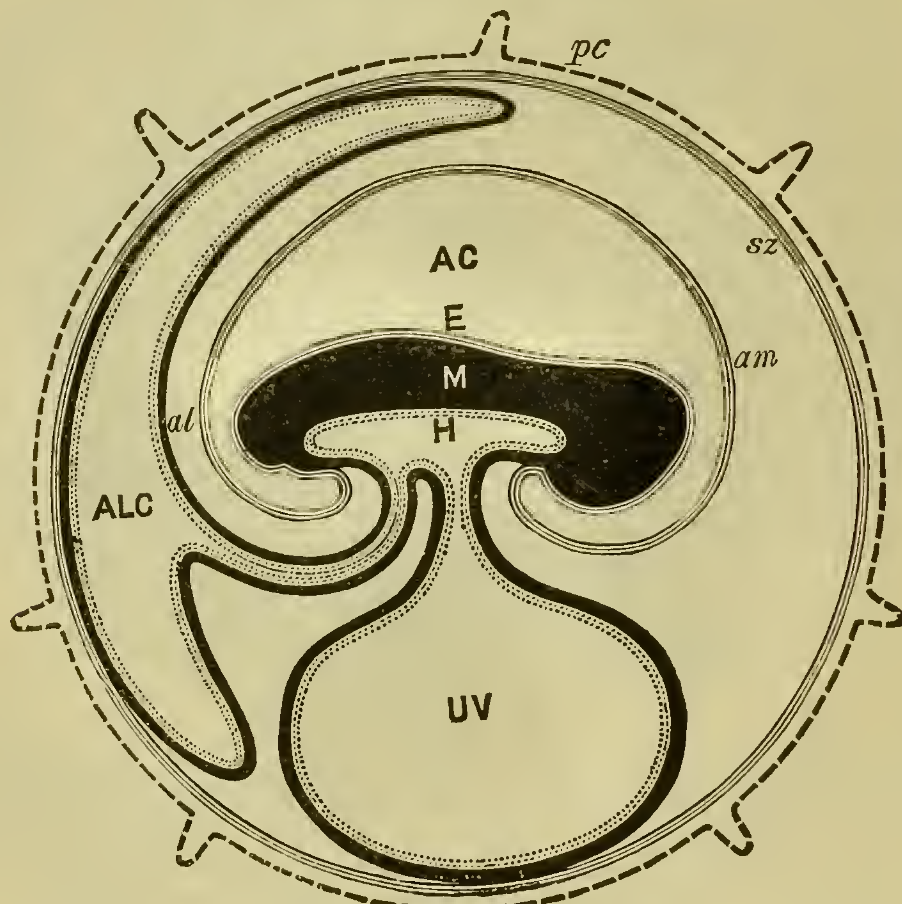


Fig. 183. **Schema der Embryorgane der Säugethiere** (Keimhüllen und Keimanhänge). Nach Turner. *E*, *M*, *H* Aeusseres, mittleres und inneres Keimblatt des Keimschildes, der im medianen Längsschnitt, von der rechten Seite gesehen, gedacht ist. *am* Amnion. *AC* Amnion-Höhle. *UV* Dottersack oder Nabelblase. *ALC* Allantois. *al* Pericoelom oder Serocoelon (Interamnion-Höhle). *sz* Serolemma (oder seröse Hülle). *pc* Prochorion (mit Zotten).

Wand sich mächtige Blutgefässe ausbilden. Bald erreicht derselbe die Innenwand der Eihöhle und breitet sich daselbst auf der inneren Fläche des Chorion aus (Fig. 183 *ALC*). Bei vielen Säugethieren wird die Allantois so gross, dass sie schliesslich den ganzen Embryo mit den übrigen Anhängen als weite Hülle umgiebt und sich über die ganze innere Fläche der Eihaut ausdehnt. Wenn man ein solches Ei anschneidet, kommt man zunächst in

einen grossen mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum: das ist die Höhle der Allantois, und erst wenn man diese Hülle entfernt hat, kommt man auf die Amnion-Blase, welche den eigentlichen Embryokörper einschliesst.

Die weitere Entwickelung der Allantois zeigt in den drei Unterklassen der Säugethiere wichtige Verschiedenheiten. Die beiden niederen Subclassen, Monotremen und Beutelthiere, behalten



Fig. 184. **Hunde-Embryo**, von der rechten Seite. *a* erste, *b* zweite, *c* dritte, *d* vierte Hirnblase. *e* Auge. *f* Gehörbläschen. *g h* erster Kiemenbogen (*g* Unterkiefer, *h* Oberkiefer). *i* zweiter Kiemenbogen. *k l m* Herz (*k* rechte Vorkammer, *l* rechte, *m* linke Kammer). *n* Aorta-Ursprung. *o* Herzbeutel. *p* Leber. *q* Darm *r* Dottergang. *s* Dottersack (abgerissen). *t* Allantois (abgerissen). *u* Amnion. *v* Vorderbein. *x* Hinterbein. Nach Bischoff.

noch die einfachere Bildung ihrer Vorfahren, der Reptilien, bei. Die Wand der Allantois und des sie überkleidenden Serolemma bleibt hier, wie auch bei den Vögeln, glatt und bildet keine Zotten. Bei der dritten Subclasse der Mammalien hingegen bildet das Serolemma durch Ausstülpung an seiner äusseren Oberfläche zahlreiche hohle Zotten und wird daher nun als Zottenhaut (*Chorion* oder *Mallochorion*) bezeichnet. Das Darmfaserblatt der Allantois, mit den Aesten der Nabelgefässe reichlich ausgestattet, dringt in diese serösen Zotten des „primären Chorion" ein und bildet so das

„secundäre Chorion". Die embryonalen Blutgefässe desselben treten in innige Wechsel-Beziehung zu den benachbarten mütterlichen Blutgefässen des umgebenden Fruchtbehälters (*Uterus*), und so entsteht der mächtige Ernährungs-Apparat des Embryo, welchen man als Gefässkuchen oder Mutterkuchen (*Placenta*) bezeichnet.

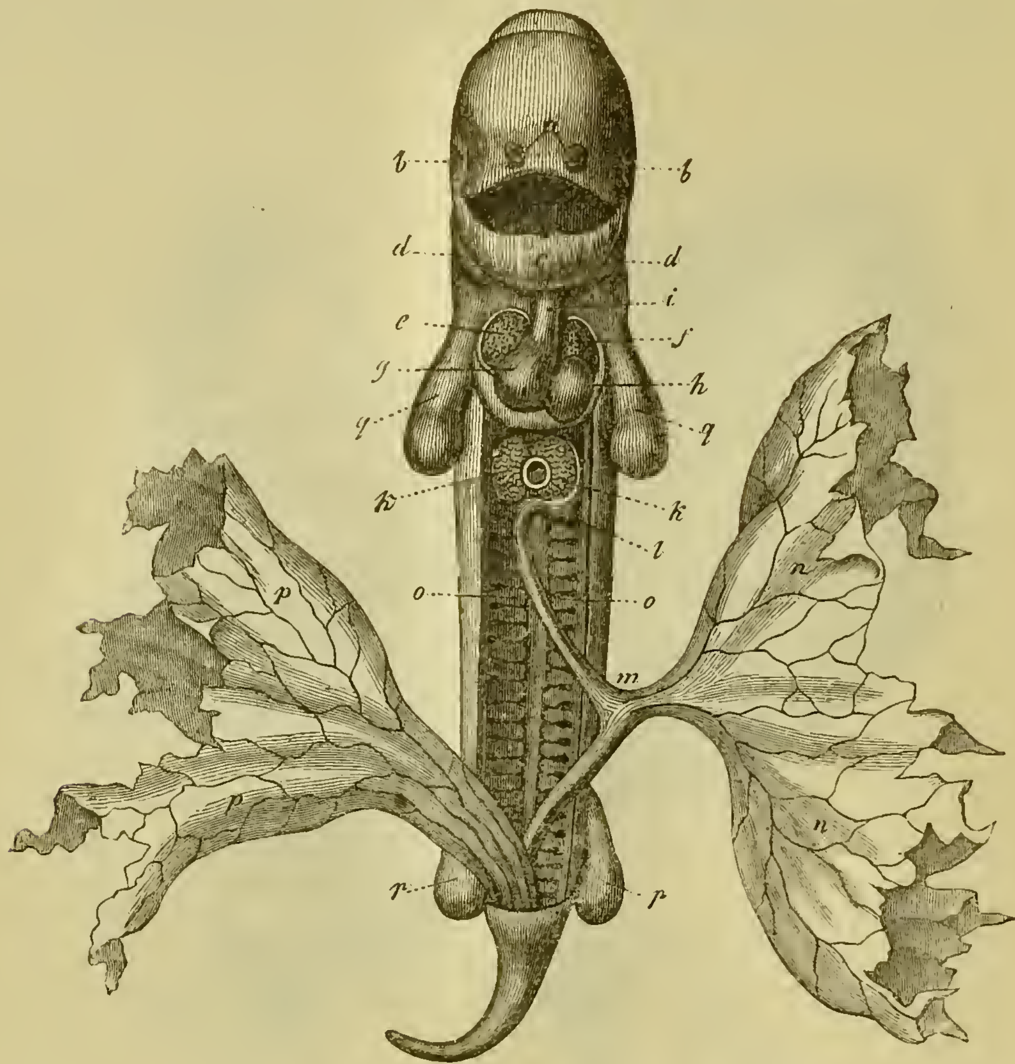


Fig. 185. **Hunde-Embryo**, 25 Tage alt, von der Bauchseite, geöffnet (wie Fig. 172 und 173). Brustwand und Bauchwand sind entfernt. *a* Nasengruben. *b* Augen. *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen). *d* Zweiter Kiemenbogen. *e f g h* Herz (*e* rechte, *f* linke Vorkammer; *g* rechte, *h* linke Kammer). *i* Aorta (Ursprung). *kk* Leber (in der Mitte zwischen beiden Lappen die durchschnittene Dottervene). *l* Magen. *m* Darm. *n* Dottersack. *o* Urnieren. *p* Allantois. *q* Vorderbeine. *r* Hinterbeine. Der krumme Embryo ist gerade gestreckt. Nach Bischoff.

Der Stiel der Allantois, welcher den Embryo mit der Placenta verbindet und die starken Nabel-Blutgefässe vom ersteren zur letzteren führt, wird vom Amnion überzogen und bildet mit dieser Amnion-Scheide und dem Stiel des Dottersackes zusammen den sogenannten Nabelstrang (Fig. 186 *al*). Indem das blutreiche und mächtige Gefässnetz der kindlichen Allantois sich an die mütterliche Schleimhaut des Fruchtbehälters innig anschmiegt, und indem sich die Zwischenwand zwischen den mütterlichen und kindlichen Blutgefässen stark verdünnt, entsteht jener merkwürdige

Ernährungs-Apparat des kindlichen Körpers, der für die Placentalthiere (*Placentalia* oder *Choriata*) charakteristisch ist; wir werden auf die besondere Bedeutung desselben später zurückkommen (vergl. den XXIII. Vortrag).

In den einzelnen Ordnungen der Säugethiere erleidet die Placenta mancherlei Umbildungen, die zum Theil von grosser phylogenetischer Bedeutung und systematisch verwerthbar sind. Nur eine von diesen soll hier schon besonders hervorgehoben werden, die wichtige, erst im letzten Jahre von SELENKA festgestellte Thatsache, dass die eigenthümliche Placentation des Menschen nur den Menschen-Affen oder Anthropoiden zukommt. Bei dieser höchstentwickelten Gruppe der Säugethiere verliert die kleine Allantois frühzeitig ihre Höhle und erfährt sodann, im Zusammenhang mit dem Amnion, ganz eigenartige Veränderungen. Der

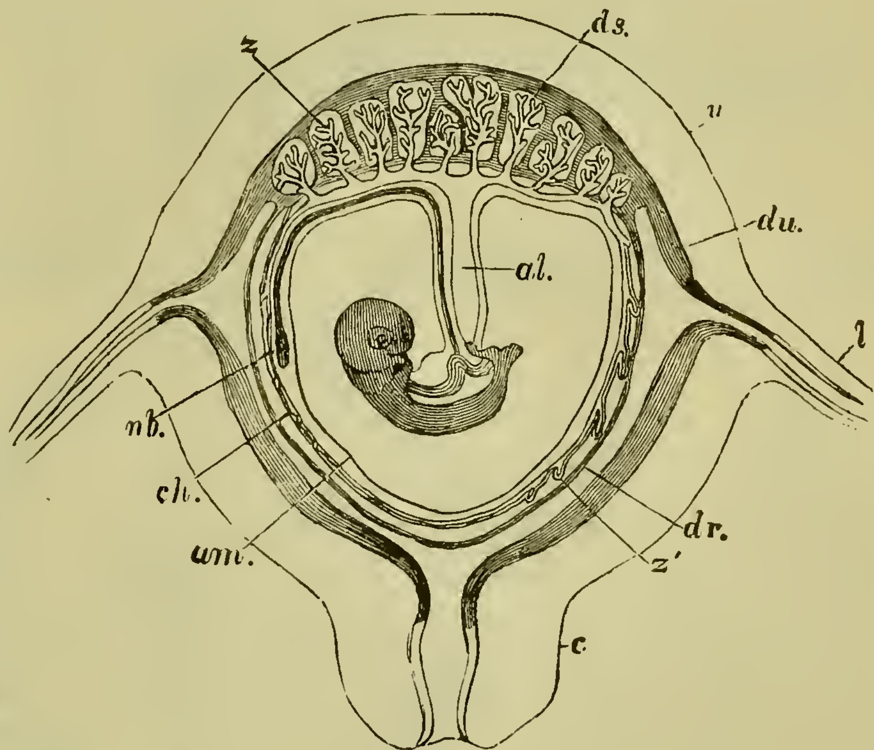


Fig. 186. Schematischer Frontal-Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter. Nach LONGET. **Der Embryo ist aufgehängt am Nabelstrange, der den Allantois-Stiel (*al*) einschliesst.** *nb* Nabelblase. *am* Amnion. *ch* Chorion. *ds* Decidua serotina, *dv* Decidua vera, *dr* Decidua reflexa. *z* Zotten der Placenta. *c* Cervix uteri. *u* Gebärmutter.

Nabelstrang entwickelt sich hier aus einem sogenannten „Bauchstiel". Noch vor Kurzem betrachtete man diesen als eine ganz besondere, nur dem Menschen eigenthümliche Bildung. Jetzt wissen wir durch SELENKA, dass der vielbesprochene Bauchstiel nichts Anderes ist als der Allantois-Stiel, vereinigt mit dem verlagerten Amnion-Stiel und dem rudimentären Dottersack-Stiel. Ganz dieselbe Bildung wie beim Menschen, zeigt er auch beim Orang, Schimpanse und Gorilla; sie ist demnach nicht ein Gegenbeweis, sondern ein neuer schlagender Beweis für die nahe Blutsverwandtschaft der Menschen-Affen und des Menschen.

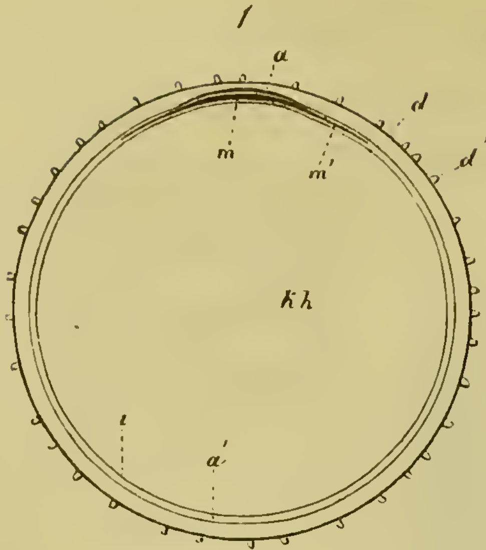


Fig. 187.

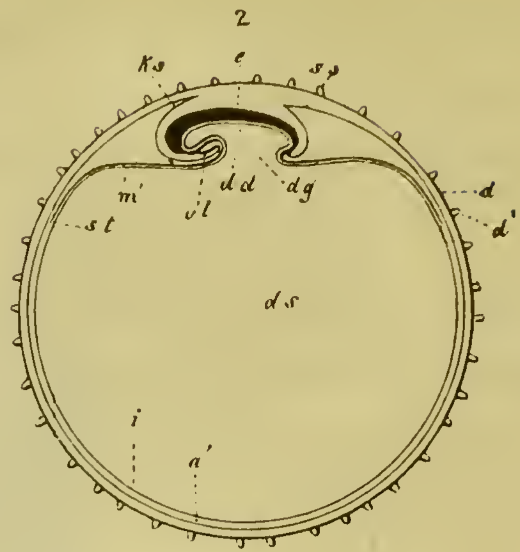


Fig. 188.

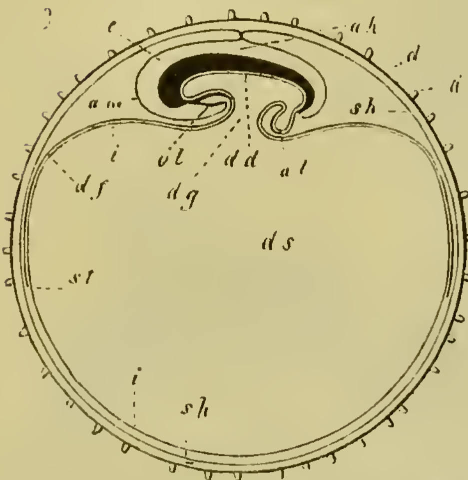


Fig. 189.

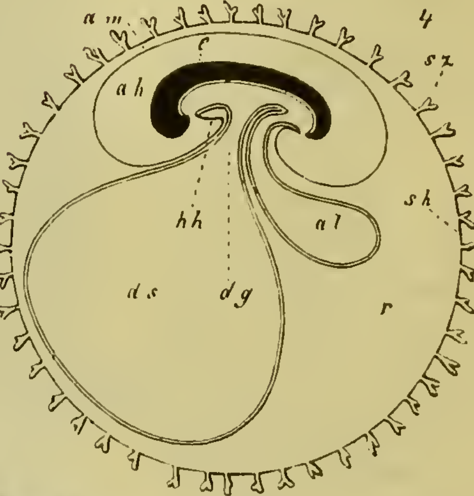


Fig. 190.

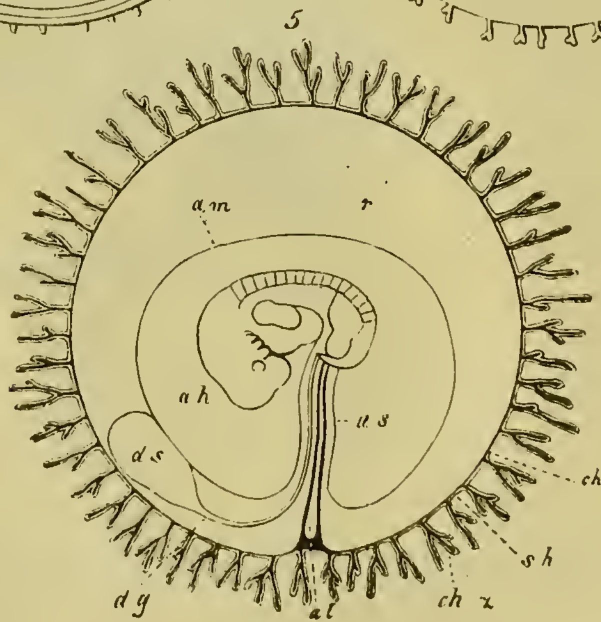


Fig. 137.

Fig. 187—191. **Fünf schematische Längsschnitte durch den reifenden Säugethier-Keim und seine Eihüllen.** In Fig. 187—190 geht der Längsschnitt durch die Sagittal-Ebene oder die Mittelebene des Körpers, welche rechte und linke Hälfte scheidet; in Fig. 191 ist der Keim von der linken Seite gesehen. In Fig. 187 umschliesst das mit Zotten (*d'*) besetzte Prochorion (*d*) die Keimblase, deren Wand aus den beiden primären Keimblättern besteht. Zwischen dem äusseren (*a*) und inneren (*i*) Keimblatte hat sich im Bezirke des Fruchthofes das mittlere Keimblatt (*m*) entwickelt. In Fig. 188 beginnt der Embryo (*e*) sich von der Keimblase (*ds*) abzuschnüren, während sich rings um ihn der Wall der Amnionfalte erhebt (vorn als Kopfscheide, *ks*, hinten als Schwanzscheide, *ss*). In Fig. 189 stossen die Ränder der Amnionfalte (*am*) oben über dem Rücken des Embryo zusammen und bilden so die Amnionhöhle (*ah*); indem sich der Embryo (*e*) stärker von der Keimblase (*ds*) abschnürt, entsteht

Die Allantois ist also für den Stammbaum des Menschen in dreifacher Beziehung von besonderem Interesse: erstens weil dieser Anhang den niederen Wirbelthier-Klassen überhaupt fehlt und nur bei den drei höheren Klassen des Stammes, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, zur Entwickelung kommt; zweitens, weil die Placenta aus der Allantois sich nur bei den Placentalien oder den höheren Säugethieren und dem Menschen entwickelt, nicht aber bei den niederen Säugethieren (Beutelthieren und Monotremen); drittens endlich, weil die merkwürdigen Eigenheiten der menschlichen Placentabildung nur bei den Menschen-Affen sich wiederfinden, nicht aber bei den übrigen Placental-Thieren.

Ebenso wie die Allantois, gehört zu den charakteristischen Eigenthümlichkeiten der drei höheren Wirbelthierklassen auch der dritte, früher schon erwähnte Anhang des Embryo, das Amnion, die sogenannte „Fruchthaut oder Wasserhaut". Das Amnion haben



Fig. 192. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (etwas hinter der vorderen Darmpforte) vom Ende des ersten Brütetages. Oben ist die Markrinne, unten die Darmrinne noch weit offen. Jederseits ist die Anlage der Leibeshöhle zwischen Hautfaserblatt und Darmfaserblatt sichtbar. Rechts und links davon nach aussen beginnen sich die Seitenkappen des Amnion zu erheben. Nach Remak.

wir kennen gelernt bei Gelegenheit der Abschnürung des Embryo von der Keimdarmblase (S. 307). Wir fanden, dass die Wände derselben sich rings um den embryonalen Körper herum in Form einer ringförmigen Falte erheben. Vorn tritt diese Falte hoch hervor in Form der sogenannten „Kopfkappe oder Kopfscheide" (Fig. 188 *ks*); hinten wölbt sie sich ebenfalls stark empor als „Schwanzkappe oder Schwanzscheide" (*ss*); seitlich rechts und links ist die Falte anfangs niedriger und heisst hier „Seitenkappe oder Seitenscheide" (Fig. 192). Alle diese „Kappen oder Scheiden" sind

der Darmcanal (*dd*), aus dessen hinterem Ende die Allantois hervorwächst (*al*). In Fig. 190 wird die Allantois (*al*) grösser; der Dottersack (*ds*) kleiner. In Fig. 191 zeigt der Embryo bereits die Kiemenspalten und die Anlagen der beiden Beinpaare; das Chorion hat verästelte Zotten gebildet. In allen 5 Figuren bedeutet: *e* Embryo. *a* Aeusseres Keimblatt. *m* Mittleres Keimblatt. *i* Inneres Keimblatt. *am* Amnion. (*ks* Kopfscheide. *ss* Schwanzscheide). *ah* Amnion-Höhle. *as* Amnionscheide des Nabelstranges. *kh* Keimdarmblase. *ds* Dottersack (Nabelblase). *dg* Dottergang. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *vl* = *hh* Herzgegend. *d* Dotterhaut oder Prochorion. *d'* Zöttchen desselben. *sh* Seröse Hülle. *sz* Zotten derselben. *ch* Zottenhaut oder Chorion. *chz* Zotten desselben. *st* Terminal-Vene. *r* Der mit Flüssigkeit gefüllte Raum zwischen Amnion und Chorion (Pericoel oder Serocoel). Nach Kölliker. Vergl. Taf. V, Fig. 14 und 15.

nur Theile einer zusammenhängenden ringförmigen Falte, welche ringsherum den Embryo umgiebt. Diese wird höher und höher, steigt wie ein grosser Ringwall empor und wölbt sich endlich grottenartig über dem Körper des Embryo zusammen. Die Ränder der Ringfalte berühren sich und verwachsen mit einander (Fig. 193). So kommt denn zuletzt der Embryo in einen dünnhäutigen Sack zu liegen, der mit dem Amnionwasser gefüllt ist (Fig. 190, 191 *ah*).

Nachdem der völlige Verschluss des Sackes erfolgt ist, löst sich die innere Lamelle der Falte, welche die eigentliche Wand des Amnion-Sackes bildet, vollständig von der äusseren Lamelle ab.

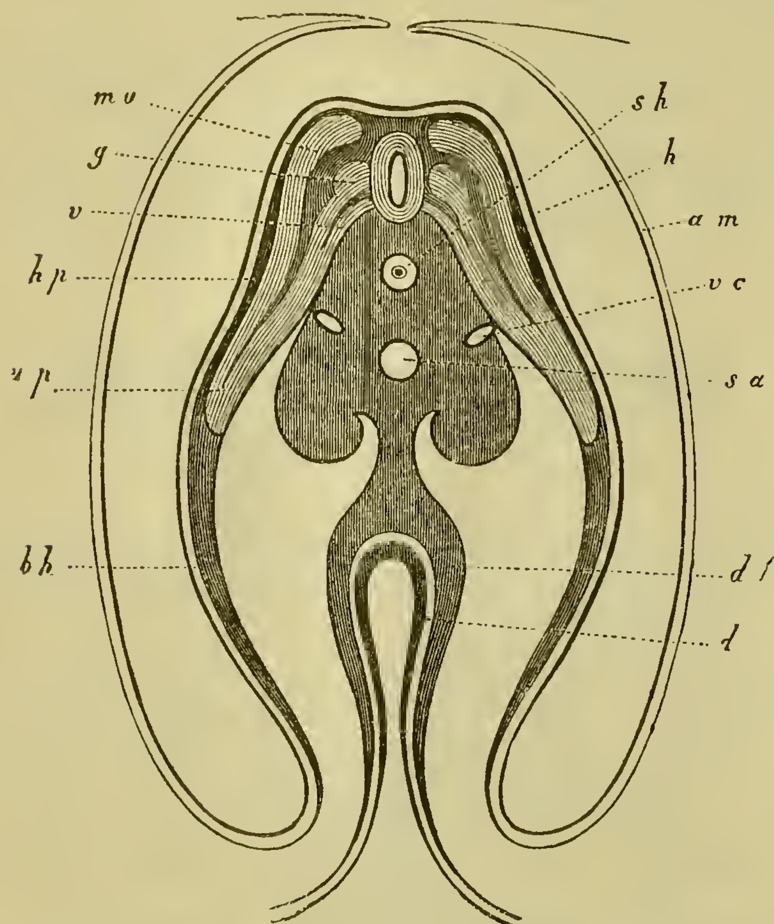


Fig. 193. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens in der Nabelgegend (vom fünften Brütetage). Die Amnionfalten (*am*) berühren sich beinahe oben über dem Rücken des Embryo. Der Darm (*d*) geht unten noch offen in den Dottersack über. *df* Darmfaserblatt. *sh* Chorda. *sa* Aorta. *vc* Cardinal-Venen. *bh* Bauchwand, noch nicht geschlossen. *v* vordere, *g* hintere Rückenmarks-Nervenwurzeln. *mu* Muskelplatte. *hp* Lederplatte. *h* Hornplatte. (Nach REMAK.)

Diese letztere legt sich an die äussere Eihaut oder das „Prochorion“ inwendig an, verdrängt dasselbe und bildet nun selbst die bleibende äussere Umhüllung des Embryo, von BAER als „Seröse Hülle“ beschrieben. Dieses Serolemma besteht, ebenso wie die dünne Wand des Amnion-Sackes, aus zwei Schichten, dem neuralen und parietalen Keimblatte. Das letztere ist hier allerdings sehr dünn und zart, lässt sich aber doch deutlich als eine directe Fortsetzung des Hautfaserblattes erkennen. Natürlich ist, jenem Faltungs-Vorgange entsprechend, das parietale Mittelblatt beim Serolemma nach innen, dagegen beim Amnion nach aussen gekehrt. Der Zwischenraum zwischen demselben und der Allantois ist das Pericoelom oder die Interamnion-Höhle (die extraembryonale Leibeshöhle, Fig. 183 *al*).

Von den drei eben besprochenen blasenförmigen Anhängen des Amnioten-Embryo besitzt das Amnion zu keiner Zeit seiner Existenz Blutgefässe. Dagegen sind die beiden anderen Blasen, Dottersack und Allantois, mit mächtigen Blutgefässen versehen, welche die Ernährung des embryonalen Körpers vermitteln. Hier dürfte es nun am Orte sein, etwas über den ersten Blutkreislauf des

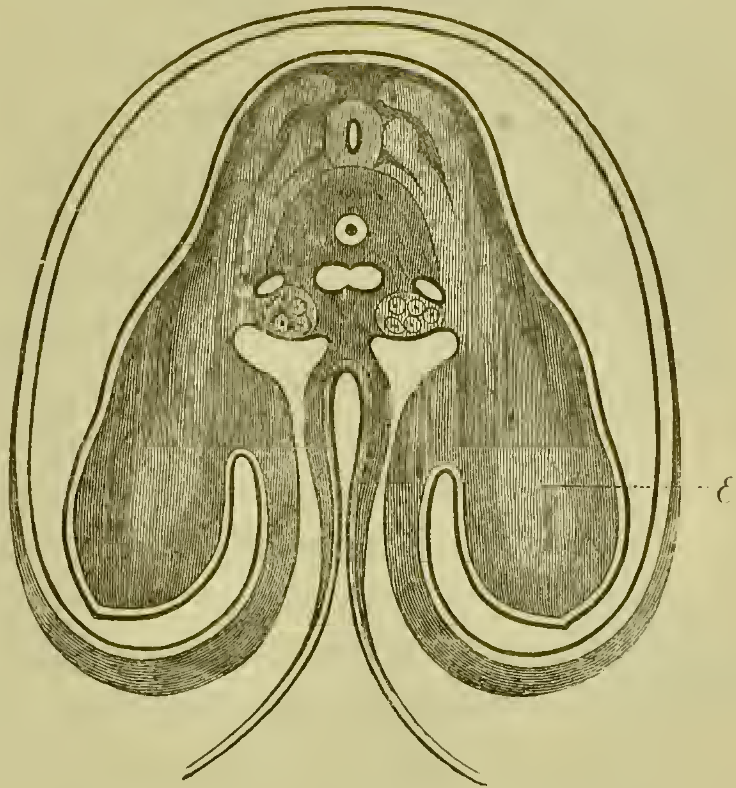


Fig. 194. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens in der Schultergegend (vom fünften Brütetage). Der Schnitt geht mitten durch die Anlagen der Vorderbeine (oder Flügel, *E*). Die Amnionfalten sind oben über dem Rücken des Embryo vollständig zusammengewachsen. (Nach Remak.) Vergl. im Uebrigen Fig. 191, Fig. 192 und Fig. 193; sowie Taf. V, Fig. 14.

Embryo überhaupt zu bemerken und über das Centralorgan desselben, das Herz. Die ersten Blutgefässe und das Herz, sowie auch das erste Blut selbst, entwickeln sich aus dem Darmfaserblatte. Deshalb wurde das letztere auch von früheren Embryologen geradezu „Gefässblatt“ genannt. Die Benennung ist in einem gewissen Sinne ganz richtig. Nur ist sie nicht so zu verstehen, als ob alle Blutgefässe des Körpers aus diesem Blatte hervorgingen, oder als ob das ganze Gefässblatt nur für die Bildung von Blutgefässen verwendet würde. Beides ist nicht der Fall. Blutgefässe können auch in anderen Theilen, insbesondere in den verschiedenen Producten des Hautfaserblattes, selbständig sich bilden. Das Gewebe, welches die Blutgefässe zusammensetzt, gehört zu jenen secundären Producten des Mesoderms, welche nicht als epitheliale Platten sich abspalten, sondern überall in Lücken zwischen den Epithel-Producten der Keimblätter auftreten können und von Hertwig unter dem Begriffe des Zwischenblattes oder Mesenchyms abgetrennt werden. Das innere Gefäss-Epithel scheint jedoch aus dem Entoderm zu entstehen.

Das Herz und die Blutgefässe, sowie überhaupt das ganze Gefäss-System, gehören keineswegs zu den ältesten Theilen des thierischen Organismus. Schon ARISTOTELES hatte angenommen, dass das Herz beim bebrüteten Hühnchen zuerst von allen Theilen gebildet werde; und viele spätere Schriftsteller theilten diese Annahme. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr sind die wichtigsten Körpertheile, namentlich die vier secundären Keimblätter, Markrohr und Chorda, längst angelegt, ehe die erste Spur des Blutgefäss-Systems erscheint. Diese Thatsache ist, wie wir später sehen werden, ganz im Einklang mit der Phylogenie des Thierreichs. Die Niederthiere oder Coelenterien (Gastraeaden, Cnidarien, Platoden), zu welchem auch ein Theil unserer älteren thierischen Vorfahren gehört, besitzen weder Blut, noch Herz.

Die ersten Blutgefässe des Säugethier-Embryo kennen Sie bereits aus den früher von uns untersuchten Querschnitten (Fig. 138—141, S. 312). Es sind das erstens die beiden Urarterien oder „primitiven Aorten", welche in den engen Längsspalten zwischen Urwirbeln, Seitenplatten und Darmdrüsenblatt liegen (Fig. 131 *ao*, 138 *ao*); und zweitens die beiden Hauptvenen oder „Cardinal-Venen", welche etwas später nach aussen von ersteren, oberhalb der Urnierengänge, auftreten (Fig. 139—146 *vc*).

In ganz derselben Weise und in Zusammenhang mit diesen ersten Gefässen entsteht aus dem Darmfaserblatte auch das Herz, und zwar in der unteren Wand des Vorderdarmes, weit vorn an der Kehle, wo das Herz bei den Fischen zeitlebens liegt. Das Herz der Wirbelthiere ist ursprünglich nichts als eine locale Erweiterung jenes medianen venösen Bauchgefässes, welches an der unteren Wand des Darmes verläuft, und welches wir früher bei unserem Urwirbelthiere als Principal-Vene kennen gelernt haben (Fig. 95, 97 *v*, S. 256). Das einfache spindelförmige Herz, welches hier an der Grenze von Kopf und Rumpf anzunehmen ist, tritt an derselben Stelle, gleich hinter dem Kiemendarm, auch bei den Embryonen der Schädelthiere auf, so bei den Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16 *h*) und bei den Fischen. Durch die Contraction seiner Muskelwand wird das venöse Blut, welches die Subintestinal-Vene zuführt, in die Kiemen-Arterie (an der Unterseite des Kiemendarms) getrieben.

Auch bei den Amphibien ist diese einfache Anlage des Herzens unpaar. Bei den Amnioten hingegen tritt die erste Anlage paarig auf, in Gestalt von zwei getrennten Herzhälften (Fig. 127 *h*). Beide Hälften rücken aber bald zusammen und verschmelzen in der ventralen Mittellinie der Kopfdarmwand zu einem einfachen

unpaaren Schlauch. Jene paarige Anlage ist eine spätere cenogenetische Erscheinung, bedingt durch die flache Ausbreitung des Keimschildes auf der voluminösen Dotterblase.

Die einfache spindelförmige Anlage des Herzens, die sich von der Bauchwand des Kopfdarms abschnürt, besteht aus beiden Keimblättern der Darmwand, indem eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes in den Schlauch aufgenommen wird. Aus dieser entsteht das Endocard, die epitheliale innere Zellen-Auskleidung des Herzens. Seine dicke Muskelwand dagegen, das Myocard, wird durch die Zellen des Darmfaserblattes oder des visceralen Mittelblattes gebildet. Aus diesen gehen auch die rothen

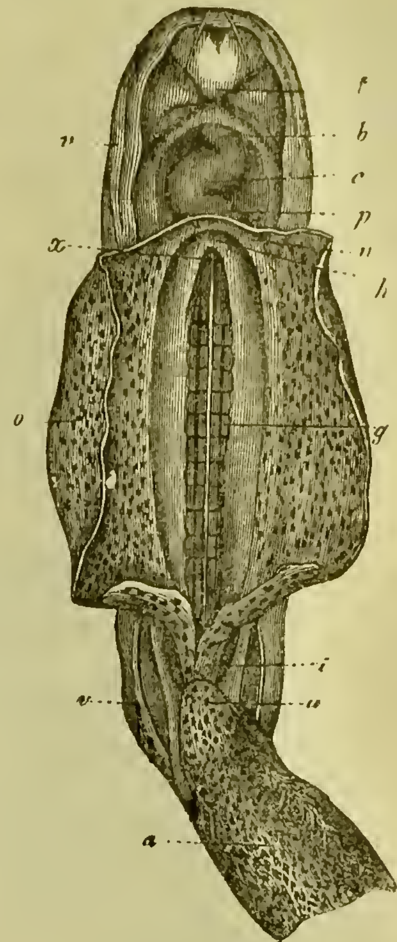


Fig. 195. **Menschlicher Embryo** von 14—18 Tagen, von der Bauchseite geöffnet. Unter dem Stirnfortsatze des Kopfes (*t*) zeigt sich in der Herzhöhle (*p*) das Herz (*c*) mit der Basis der Aorta (*b*). Der Dottersack (*o*) ist grösstentheils entfernt (bei *x* Einmündung des Vorderdarmes). *g* Primitive Aorten (unter den Urwirbeln gelegen). *i* Enddarm. *a* Allantois (*u* deren Stiel). *v* Amnion. (Nach Coste.)

Blutzellen hervor, sowie die ersten Gefässanlagen, die mit dem Herzen zusammenhängen. Auch diese sind anfangs solide, runde Zellenstränge, Dann höhlen sie sich aus, indem Flüssigkeit in ihrer Axe abgesondert wird. Einzelne Zellen lösen sich ab, schwimmen frei in der Flüssigkeit umher und werden so zu Blutzellen. Das gilt ebensowohl von den Arterien oder „Schlagadern" (die das Blut aus dem Herzen wegführen), als von den Venen oder „Blutadern" (welche das Blut zum Herzen zurückleiten). Die weissen Blutzellen (Lymphzellen oder Leukocyten) sind Wanderzellen, welche frei im Mesenchym zu entstehen und erst secundär in die Blutgefässe einzuwandern scheinen.

Anfänglich liegt das Herz aller Wirbelthiere in der Bauchwand des Kopfdarms selbst, oder in dem ventralen Mesenterium („Herzgekröse"), durch welches diese eine Zeitlang mit der Leibeswand zusammenhängt. Bald aber schnürt sich das Herz von seiner Ursprungsstätte ab, und kommt nun frei in eine Höhle zu liegen, die Herzbeutelhöhle (Fig. 196 *c*). Kurze Zeit hängt es noch durch die dünne Platte des Mesocardium oder Herzgekröses (*hg*) mit ersterer zusammen. Nachher liegt es ganz frei in der Herzbeutel-

höhle und steht nur noch durch die von ihm ausgehenden Gefäss-stämme mit der Darmwand in directer Verbindung (Fig. 196).

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches, der bald eine S-förmig gekrümmte Gestalt annimmt (Fig. 198), spaltet sich in einen rechten und linken Ast. Diese beiden Röhren sind bogenförmig nach oben gekrümmt und stellen die beiden ersten Aorten-Bogen dar. Sie steigen in der Wand des Vorderdarmes empor, den sie gewissermaassen umschlingen, und vereinigen sich dann oben, an der oberen Wand der Kopfdarmhöhle, zu einem grossen unpaaren Arterien-Stamm, der unmittelbar unter der Chorda nach hinten verläuft und der Aorten-Stamm genannt wird (Fig. 197 *Ao*). Das erste Aortenbogen-Paar steigt an der Innenwand des ersten

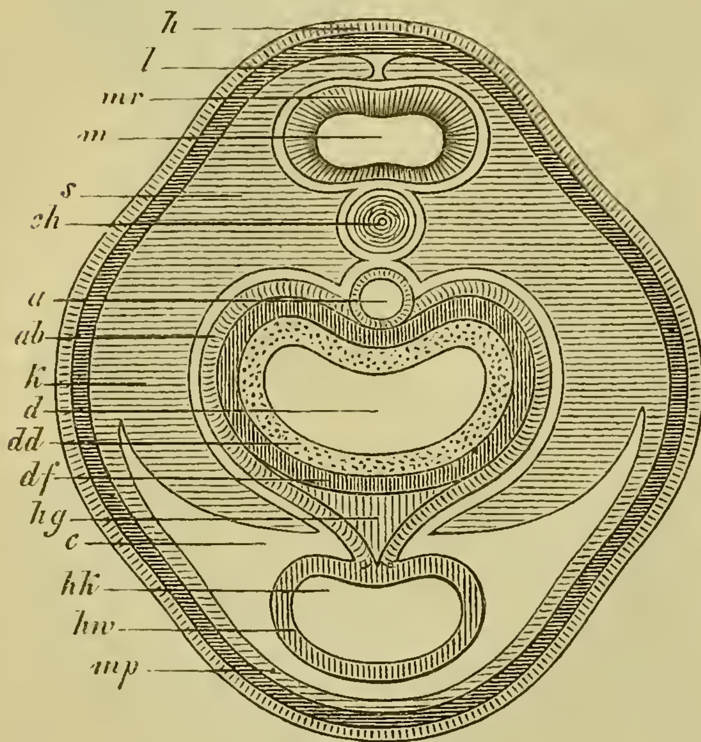


Fig. 196. **Schematischer Querschnitt durch den Kopf** eines Säugethier-Embryo. *h* Hornplatte. *m* Markrohr (Hirnblase). *mr* Wand desselben. *l* Lederplatte. *s* Schädel-Anlage. *ch* Chorda. *k* Kiemenbogen. *mp* Muskelplatte. *c* Herzhöhle, vorderster Theil der Leibeshöhle (Coelom). *d* Darmrohr. *dd* Darmdrüsenblatt. *df* Darmmuskelplatte. *hg* Herzgekröse. *hw* Herzwand. *hk* Herzkammer. *ab* Aortenbogen. *a* Querschnitt des Aortenstammes.

Kiemenbogen-Paares empor und liegt also zwischen dem ersten Kiemenbogen (*k*) nach aussen und dem Vorderdarm (*d*) nach innen, gerade so wie diese Gefässbogen beim erwachsenen Fische zeitlebens liegen. Der unpaare Aorten-Stamm, welcher aus der oberen Vereinigung dieser beiden ersten Gefässbogen hervorgeht, spaltet sich alsbald wieder in zwei parallele Aeste, die beiderseits der Chorda nach hinten verlaufen. Das sind die Ihnen bereits bekannten „primitiven Aorten", die auch hintere Wirbel-Arterien heissen (*Arteriae vertebrales posteriores*). Hinten geben nun diese beiden Arterienstämme jederseits unter rechten Winkeln 4—5 Aeste ab, welche aus dem Embryokörper hinüber in den Fruchthof treten und Nabelgekrös-Arterien (*Arteriae omphalo-mesentericae*) oder Dotter-Arterien (*Arteriae vitellinae*) heissen. Sie stellen die

erste Anlage eines Fruchthof-Kreislaufes dar. Die erste Gefässbildung geht also über den Embryokörper hinaus und erstreckt sich bis zum Rande des Fruchthofes. Anfangs bleiben sie auf den dunkeln Fruchthof oder den sogenannten „Gefässhof" (*Area opaca* oder *Area vasculosa*) beschränkt. Später aber dehnen sie sich über die ganze Oberfläche der Keimdarmblase aus. Der ganze

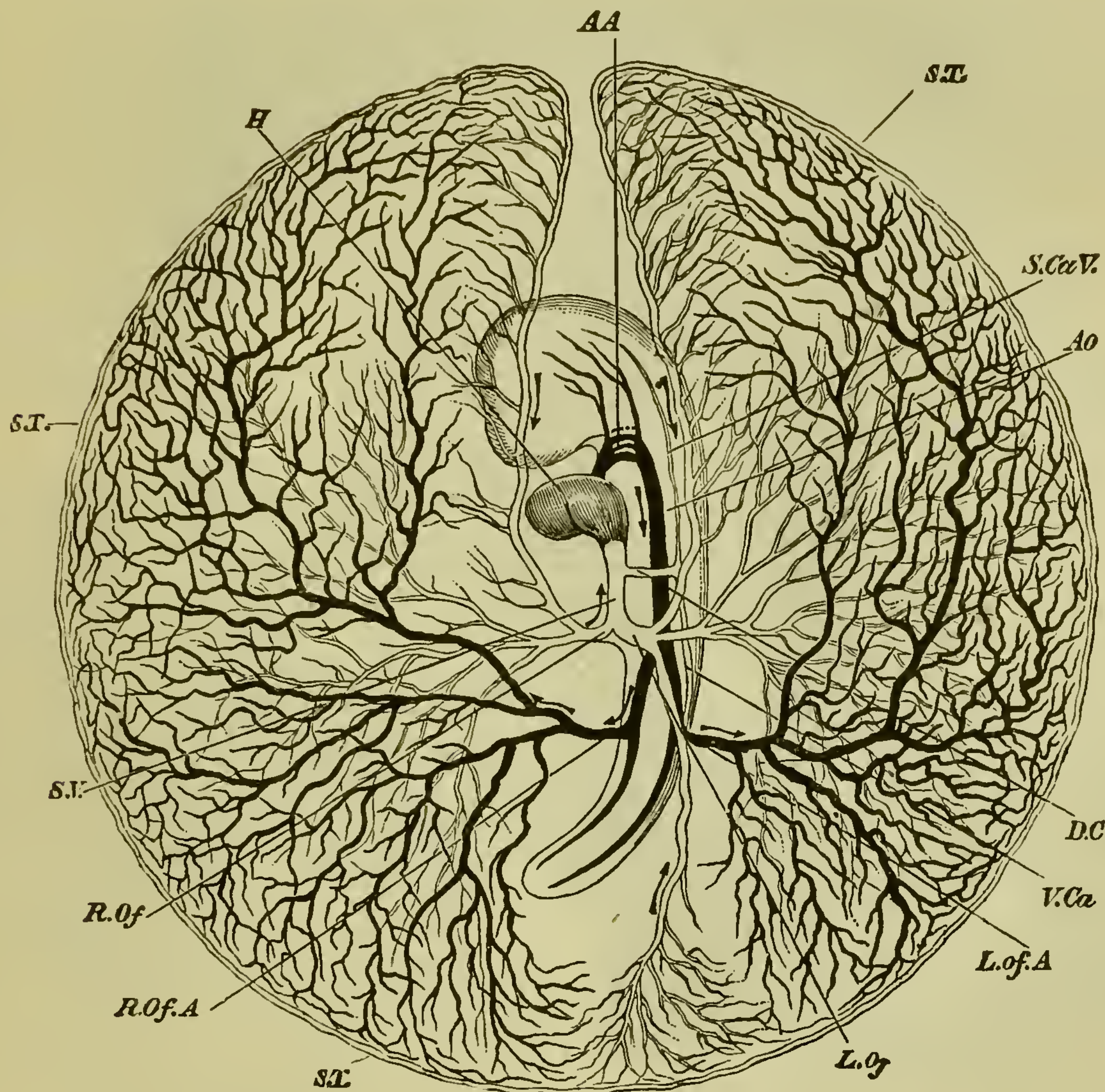


Fig. 197. **Dotter-Gefässe im Fruchthofe des Hühner-Keims,** am Ende des dritten Brütetages, nach Balfour. Der abgelöste Fruchthof ist von der Bauchseite gesehen; die Arterien sind schwarz, die Venen hell gezeichnet. *H* Herz. *AA* Aortenbogen. *Av* Aortenstamm. *ROfA* Rechte Dotter-Arterie. *ST* Sinus terminalis. *LOf* und *ROf* Linke und rechte Dottervene. *SV* Sinus venosus. *DC* Ductus Cuvieri. *ScaV* und *VCa* Vordere und hintere Cardinal-Vene.

Dottersack erscheint zuletzt von einem Gefässnetze überzogen. Diese Blutgefässe haben die Aufgabe, Nahrungsstoffe aus dem Inhalte des Dottersackes zu sammeln und dem embryonalen Körper zuzuführen. Das geschieht durch Venen, durch rückführende Gefässe, welche erst vom Fruchthofe und später vom Dottersacke in das hintere Ende des Herzens hineintreten. Diese Venen heissen Dotter-Venen (*Venae vitellinae*); sie werden auch häufig Nabelgekrös-Venen (*Venae omphalomesentericae*) genannt.

Der erste Blutkreislauf des Embryo (Fig. 197—200) zeigt also bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen folgende einfache Anordnung: Das ganz einfache schlauchförmige Herz (Fig. 200 *d*) spaltet sich vorn sowohl als hinten in zwei Gefässe. Die hinteren Gefässe sind die zuführenden Dottervenen. Sie nehmen Nahrungssubstanz aus der Keimblase oder dem Dottersack auf und führen diese dem Embryokörper zu. Die vorderen Gefässe sind die abführenden Kiemenbogen-Arterien, welche als aufsteigende Aortenbogen das vordere Darmende umschlingen und in dem Aorten-Stamm sich vereinigen. Die beiden Aeste, die aus der Spaltung dieser Hauptarterie entstehen, die „primitiven Aorten", geben rechts und links die Dotter-Arterien ab, welche aus dem Embryokörper

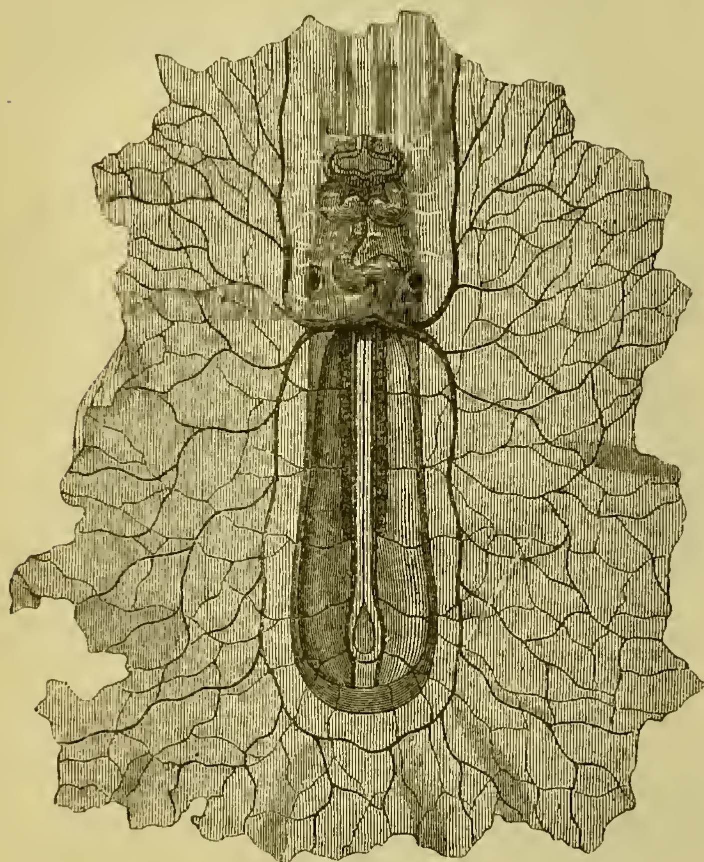


Fig. 198. Kahnförmiger Keim des Hundes, von der Bauchseite, etwa 10mal vergrössert. Vorn ist unter der Stirn das erste Paar Kiemenbogen sichtbar; darunter das S-förmig gebogene Herz, neben welchem seitlich die beiden Gehörbläschen liegen. Hinten spaltet sich das Herz in die beiden Dottervenen, die sich im (ringsum abgerissenen) Fruchthof ausbreiten. Im Grunde der offenen Bauchhöhle liegen zwischen den Urwirbeln die primitiven Aorten, von denen fünf Paar Dotterarterien ausgehen. (Nach Bischoff.)

austreten und in den Fruchthof übergehen. Hier und in der Peripherie der Nabelblase unterscheidet man zwei Schichten von Gefässen, die oberflächliche Arterien-Schicht und die untere Venen-Schicht. Beide hängen zusammen. Anfangs ist dieses Gefäss-System nur über die Peripherie des Fruchthofes bis zu dessen Rande ausgedehnt. Hier am Rande des dunkeln Gefässhofes vereinigen sich alle Aeste in einer grossen Randvene (*Vena terminalis*, Fig. 200 *a*). Später verschwindet diese Vene, sobald im Laufe der Entwickelung die Gefässbildung weiter geht, und dann überziehen die Dotter-Gefässe den ganzen Dottersack. Mit der Rückbildung des Nabelbläschens werden natürlich auch diese Gefässe rückgebildet, welche bloss in der ersten Zeit des Embryo-Lebens von Bedeutung sind.

An die Stelle dieses ersten Dottersack-Kreislaufes tritt später

der zweite Blutkreislauf des Embryo, derjenige der Allantois. Es entwickeln sich nämlich mächtige Blutgefässe auf der Wand des Ur-Harnsackes oder der Allantois, ebenfalls aus dem Darmfaserblatte. Diese Gefässe werden grösser und grösser und hängen auf das engste mit den Gefässen zusammen, welche sich im Körper

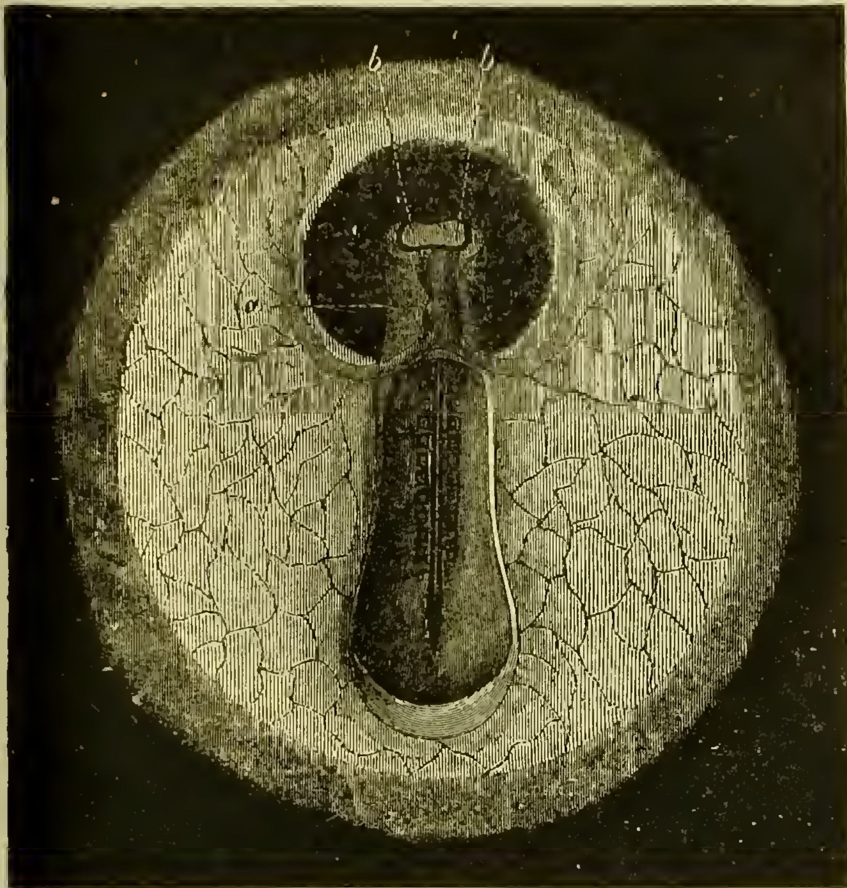


Fig. 199. **Keimschild und Fruchthof** eines Kaninchens, bei dem die erste Anlage der Blutgefässe erscheint, von der Bauchseite gesehen, etwa 10mal vergrössert. Das hintere Ende des einfachen Herzens (*a*) spaltet sich in zwei starke Dottervenen, welche in dem dunkeln (auf dem schwarzen Grunde hell erscheinenden) Fruchthofe ein Gefässnetz bilden. Am Kopfende sieht man das Vorderhirn mit den beiden Augenblasen (*b*, *b*). Die dunklere Mitte des Keimes ist die weit offene Darmhöhle. Beiderseits der Chorda sind 10 Urwirbel sichtbar. (Nach Bischoff.)

des Embryo selbst entwickeln. So tritt allmählich die secundäre Allantois-Circulation an die Stelle der ursprünglichen, primären Dottersack-Circulation. Nachdem die Allantois bis an die Innenwand des Chorion herangewachsen ist und sich in die Placenta verwandelt hat, vermitteln ihre Blutgefässe allein die Ernährung des Embryo. Sie heissen Nabel-Gefässe (*Vasa umbilicalia*), und sind ursprünglich doppelt: ein Paar Nabel-Arterien und ein Paar Nabel-Venen. Die beiden Nabel-Venen (*Venae umbilicales*, Fig. 172 *u*, 173 *u*), welche Blut aus der Placenta zum Herzen hinführen, münden anfänglich in die vereinigten Dotter-Venen ein. Später vergehen die letzteren und zugleich verschwindet die rechte Nabel-Vene ganz, so dass nunmehr bloss ein einziger,

mächtiger Venen-Stamm, die linke Umbilical-Vene, alles ernährende Blut von der Placenta in das Herz des Embryo führt. Die beiden Arterien der Allantois oder die Nabel-Arterien (*Arteriae umbilicales*, Fig. 172 *n*, 173 *n*) sind weiter Nichts als die letzten, hintersten Enden der beiden primitiven Aorten, die sich später

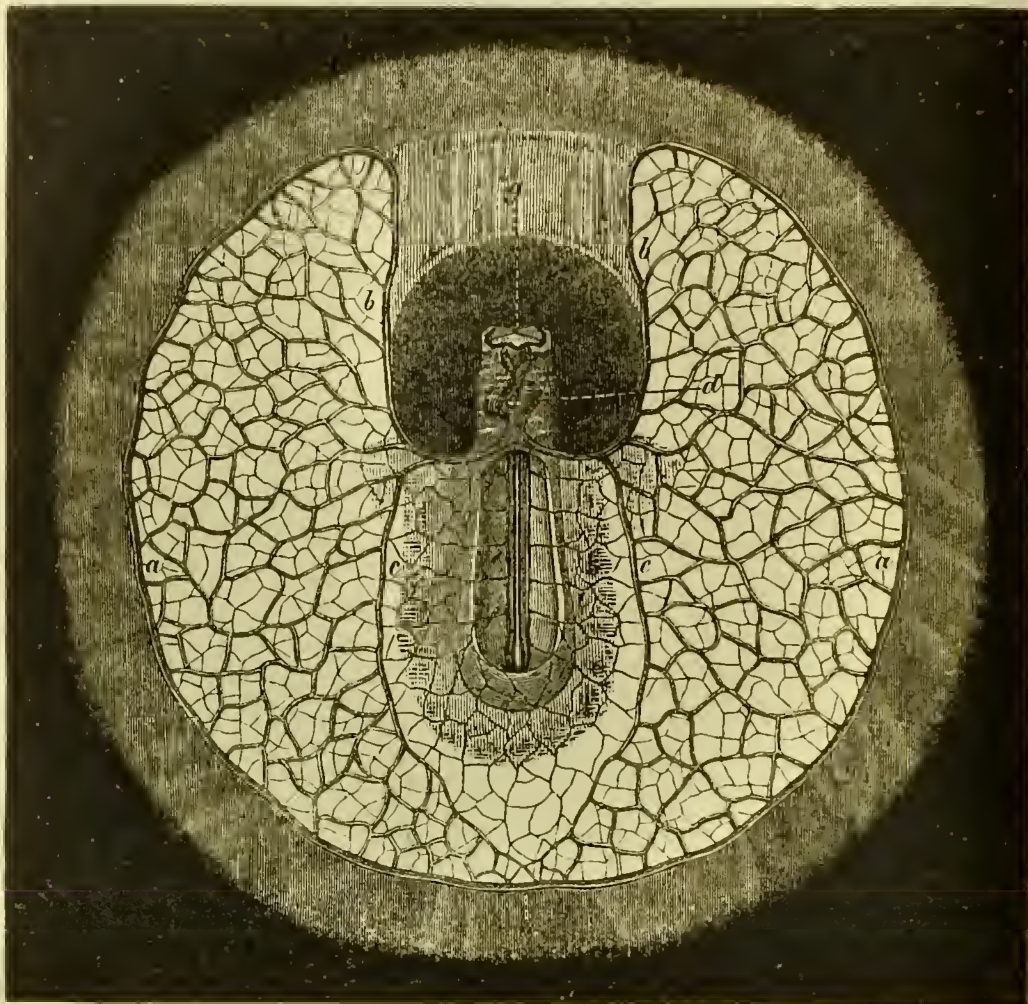


Fig. 200. **Keimschild und Fruchthof** eines Kaninchens, bei dem das erste Blutgefäss-System völlig ausgebildet ist, von der Bauchseite gesehen, etwa 5mal vergrössert. Das hintere Ende des S-förmig gekrümmten Herzens (*d*) spaltet sich in zwei starke Dottervenen, von denen jede einen vorderen Ast (*b*) und einen hinteren Ast (*c*) abgiebt. Die Enden derselben vereinigen sich in der ringförmigen Grenzvene (*a*). In dem Fruchthofe ist das gröbere (tiefer gelegene) venöse Netz und das feinere (mehr oberflächlich gelegene) arterielle Netz sichtbar. Die Dotter-Arterien (*f*) münden in die beiden primitiven Aorten (*e*). Der dunkle Hof, welcher wie ein Heiligenschein den Kopf umgiebt, entspricht der Vertiefung der Kopfkappe. (Nach BISCHOFF.)

mächtig entwickeln. Erst nach Beendigung des neunmonatlichen Embryo-Lebens, wenn der menschliche Embryo durch den Geburts-Akt als selbständiges physiologisches Individuum in die Welt tritt, hört die Bedeutung dieses Nabelkreislaufes auf. Der Nabelstrang (Fig. 186 *al*), in welchem jene mächtigen Blutgefässe vom Embryo zur Placenta gehen, wird mit der letzteren als sogenannte „Nachgeburt“ entfernt, und gleichzeitig mit der Lungen-Athmung erscheint nun eine ganz neue, auf den Körper des Kindes allein beschränkte Form des Blutkreislaufes [107].

Vierzehnte Tabelle.

Uebersicht über die Keimplatten der Wirbelthiere (*Lamellae embryonales*) und ihre Bedeutung für die Fundamental-Organe und Gewebe.

Keimblätter. Blastophylle. *Laminae embryonales.*	**Keimplatten.** Blastoplatten. *Lamellae embryonales.*	**Fundamental-Organe der Wirbelthiere.**	**Gewebe der Wirbelthiere.**
A. Exoderm. Aeusseres Keimblatt. Epiblast oder Ectoblast. Oberes Grenzblatt. Hautblatt.	1. **Hornplatte** *Lamella cornualis.*	1. **Oberhaut** Epidermis.	Epithelial-Gewebe der Oberhaut, der Mundhöhle und der Aftergrube.
	2. **Markplatte** *Lamella medullaris.*	2. **Nervensystem** (Medullarrohr).	Ganglienzellen und Nervenfasern.
	3. **Sinnesplatten** (Locale Producte des Sinnesblattes).	3. **Sinnes-Organe** (Sensilla).	Differenzirte Sinnes-Epithelien.
C. Mesoderm: Producte der Coelom-Taschen. C. I. **Episomiten** (Epimeren). Dorsale Somiten. Ursegmente der Rückenhälfte. „Stammzone" der Amnioten.	4. **Cutisplatte** (*Lamella coriaris*).	4. **Corium** (**Lederhaut**).	Cutis, Bindegewebe und glatte Muskeln des Mesenchyms.
	5. **Muskelplatte** (*Lamella muscularis*)	5. **Seiten - Rumpfmuskeln** (Myotome)	Animales Muskelgewebe (quergestreift).
	6. **Skeletplatte** (Sclerotome) (*Lamella skleralis*).	6. **Chorda-Scheide** und ihre Fortsätze (Perichorda).	Stützgewebe des Skelets, Knorpel und Knochen.
C. II. **Hyposomiten** (Hypomeren). Ventrale Somiten. Ursegmente der Bauchhälfte. „Seitenplatten" der Amnioten.	7. **Vornieren-Canälchen** (*Nephrotome*).	7. **Pronephridien.** Vornieren-Canäle (und spätere Urnieren und Nieren)	Harn-Epithel der Pronephridien und der späteren Nieren-Canälchen.
	8. **Geschlechtsplatte** (*Gonotome*).	8. **Gonaden** (Ovarien und Spermarien).	Gonidien (Eizellen und Spermazellen).
	9. **Gefäss-Stränge** (*Vasa sanguifera*).	9. **Dorsal-Arterie** (Aorta) und Ventral-Vene (Herz).	Gewebe der Gefäss-Wände. Lymphzellen.
	10. **Gekrösplatte** *Lamella mesenterica.*	10. **Mesenterium** und Darm-Muskelwand.	Glatte Muskeln und Mesenchym des Darms.
B. Entoderm Inneres Keimblatt. Hypoblast oder Endoblast. Unteres Grenzblatt. Darmblatt.	11. **Chordaplatte** (*Chorda-Endoblast*).	11. **Chorda** (**Axenstab**) *Chorda dorsalis.*	Chorda-Gewebe.
	12. **Darmdrüsenplatte** *Lamella enteralis.*	12 a. **Kopfdarm,** Cephalogaster, Kiemendarm.	12 a. Respiratorisches Epithel des Schlundes und Kiemen-Korbes, der Hypobranchial-Rinne und der Lungen.
		12 b. **Rumpfdarm,** Hepatogaster, Leberdarm.	12 b. Digestives Epithel von Magen, Leber, Dünndarm und Dickdarm.

Erklärung von Tafel XII und XIII.

Menschliche Embryonen in den Keimhüllen.

Die sechs Figuren dieser beiden Tafeln sind copirt aus den schönen Tafeln über „Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Eie", welche von Professor Erdl in München in Stahl gestochen und 1845 veröffentlicht wurden. Alle sechs Figuren stellen menschliche Embryonen in natürlicher Grösse vor, umgeben von ihren Keimhüllen. In den ersten vier Figuren (aus der zweiten bis sechsten Woche der Entwickelung) ist die Zottenhaut (Mallochorion) aufgeschnitten und man sieht den kleinen Embryo umschlossen vom Amnion. Das kleine Nabelbläschen (oder der rudimentäre Dottersack) hängt an einem dünnen Stiele aus dem Bauche des Embryo hervor und liegt im Pericoelom oder Serocoelom (der extraembryonalen Leibeshöhle). Vergl. auch Taf. XIV.

Taf. XII, Fig. 1. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von ungefähr 10 Tagen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 1).

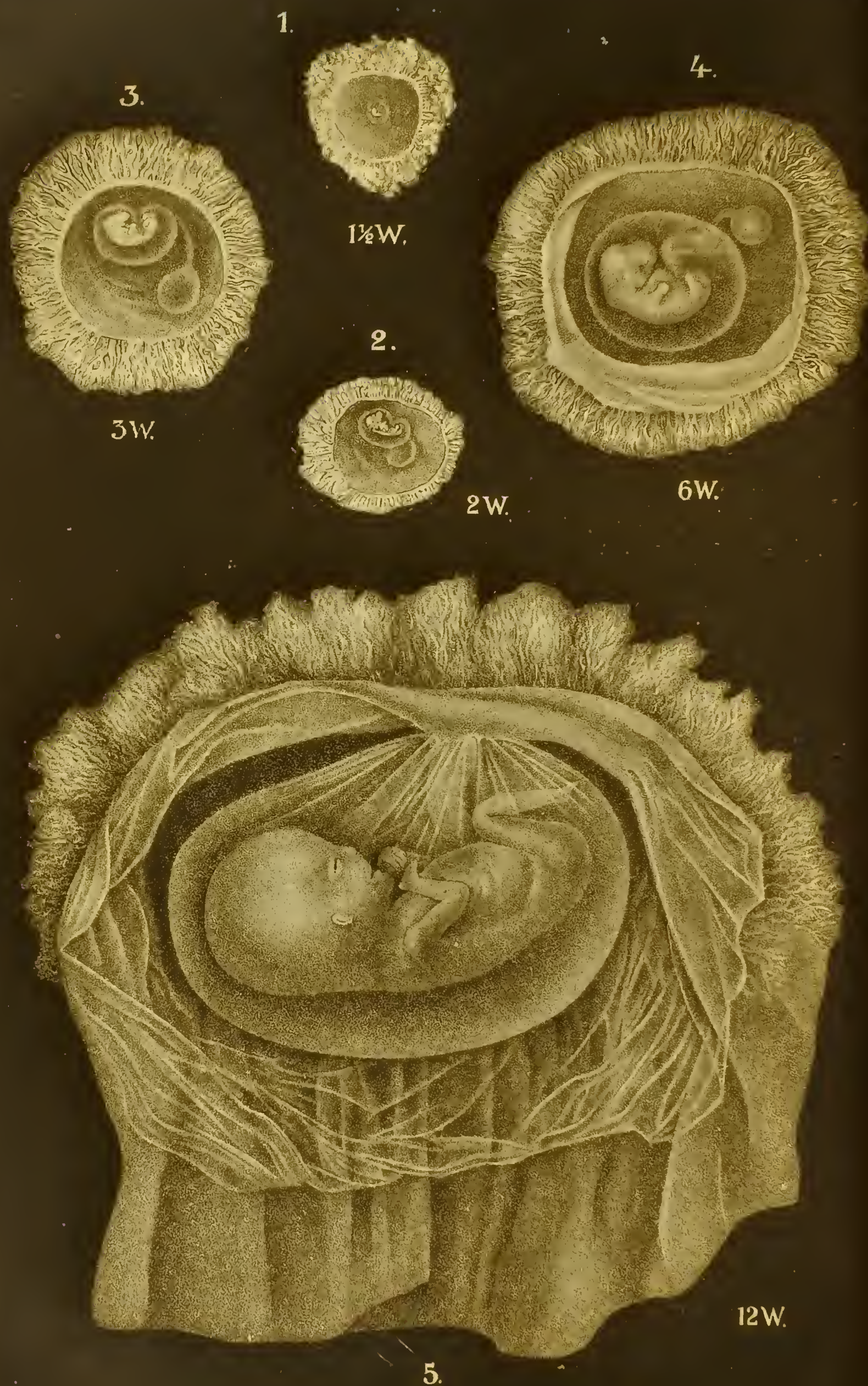
Taf. XII, Fig. 2. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von ungefähr 14 Tagen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 2).

Taf. XII, Fig. 3. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von 3 Wochen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 3).

Taf. XII, Fig. 4. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von 6 Wochen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 5).

Taf. XII, Fig. 5. **Ein menschlicher Embryo von 12 Wochen**, innerhalb der Keimhüllen, in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. XI, Fig. 2). Der Embryo ist vollständig in dem mit Fruchtwasser gefüllten Amnionsack eingeschlossen, wie in einem Wasserbade. Der Nabelstrang, welcher vom Nabel des Embryo zum Chorion hingeht, ist scheidenartig von einer Fortsetzung des Amnion überzogen, welches an seiner Anheftungsstelle Falten schlägt. Oben bilden die dicht zusammengedrängten und verästelten Chorion-Zotten den Gefässkuchen oder die Placenta. Der untere Theil des Chorion (aufgeschnitten und in viele zarte Falten gelegt) ist glatt und zottenlos. Unter demselben hängt noch in gröberen Falten die ebenfalls aufgeschnittene und ausgebreitete „Decidua des Uterus" oder die „hinfällige Haut des Fruchtbehälters" herab. Kopf und Gliedmaassen sind schon bedeutend entwickelt.

Taf. XIII. **Ein menschlicher Embryo von fünf Monaten,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. XIV). Der Embryo ist von dem zarten durchsichtigen Amnion umschlossen, welches vorn durch einen Schnitt geöffnet ist, so dass Gesicht und Gliedmaassen aus der Schnittöffnung frei hervorschauen. Der Rücken ist gekrümmt, die Gliedmaassen angezogen, so dass der Embryo in der Eihöhle möglichst wenig Raum einnimmt. Die Augenlider sind geschlossen. Vom Nabel aus geht der dicke Nabelstrang, schlangenförmig gewunden, über die rechte Schulter auf den Rücken und von dort zur schwammigen Placenta (rechts unten). Die äussere, dünne, vielfach in Falten gelegte Hülle ist die äussere Eihaut oder das Chorion.



Nach Erdl

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Nach Erdl

Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena

STAMMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

ZWEITER THEIL DER ANTHROPOGENIE

VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

Wenn Du um eine Geistesthat
So von der Mitwelt wirst geschmäht,
Dass selbst der Freund, der Kamerad
Dir schaudernd aus dem Wege geht:

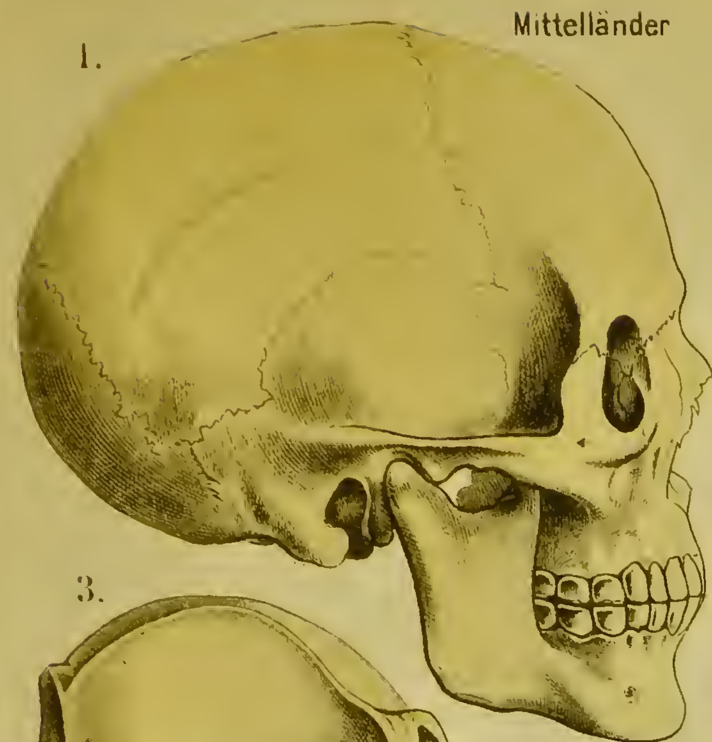
Dann hoch das Haupt und hoch den Sinn!
Dann lache der gelehrten Herrn!
Denn über alle hoch dahin
Geht leuchtend Deines Geistes Stern.

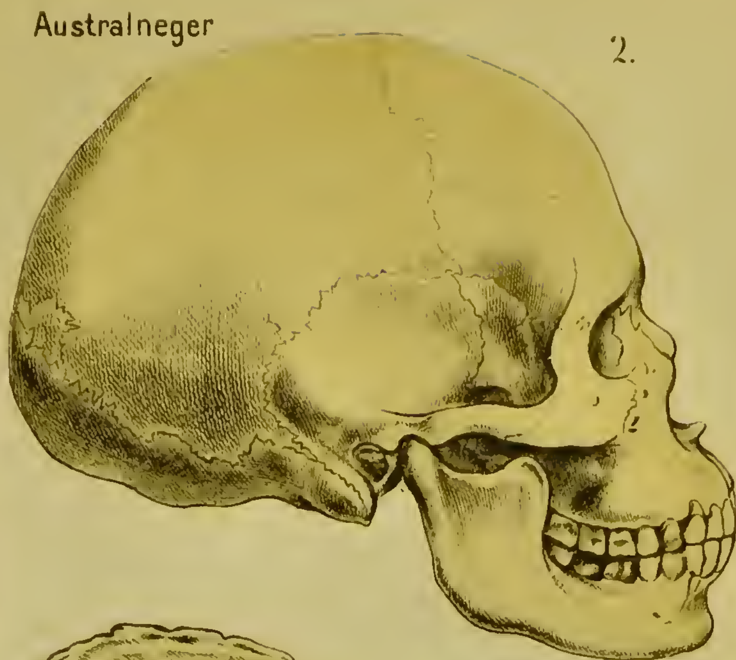
Doch wenn sich's wendet, wenn's nun heisst:
Man that dem Mann zu viel der Schmach!
Dann eingezogen! Es beweist:
Nun kommen Dir auch Andre nach.

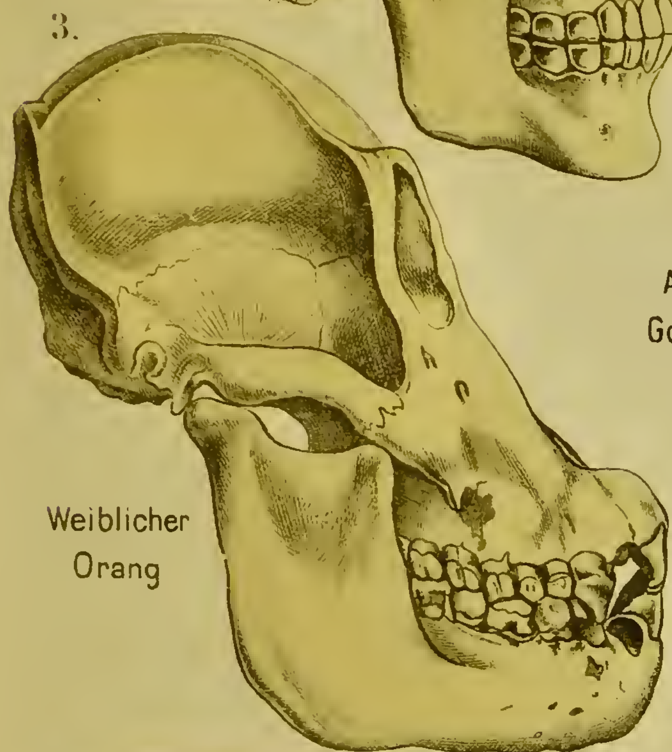
Und wenn man endlich Ruh Dir gönnt,
Und noch ein Stückchen Ruhm dazu:
Dann, Alter, hat's mit Dir ein End',
Dann ist die Welt so klug wie Du!

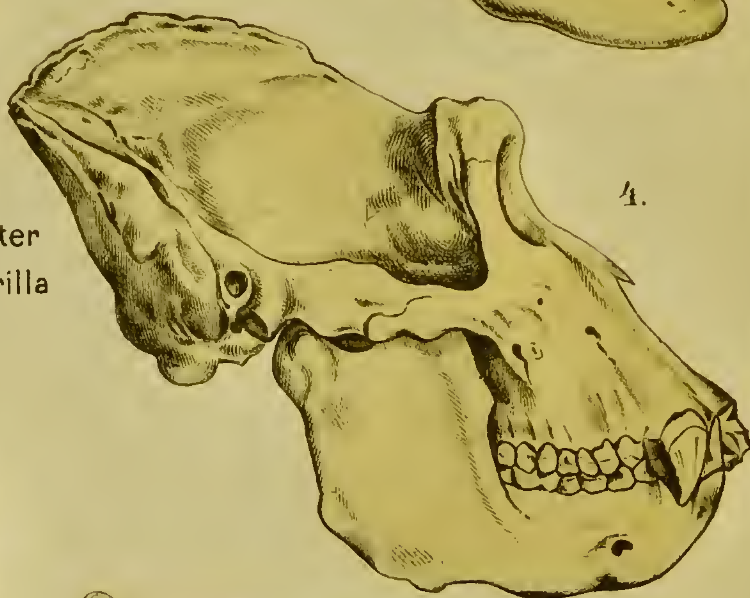
David Friedrich Strauss.

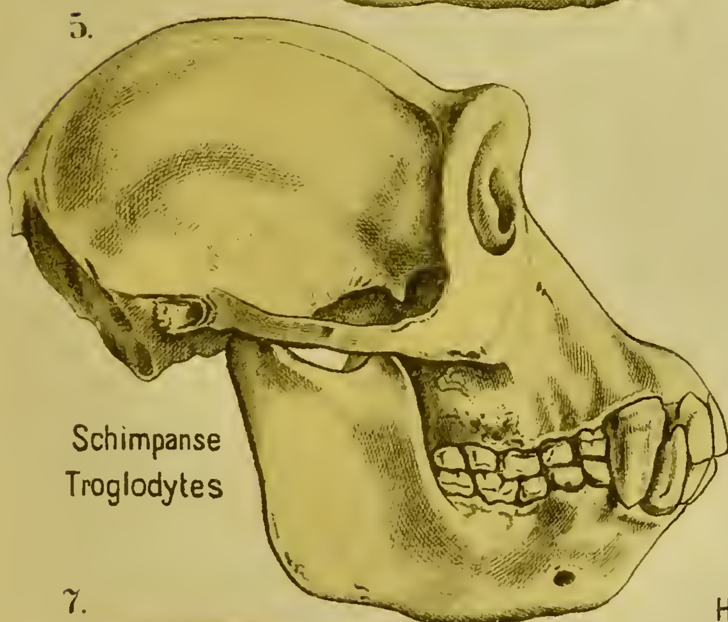
Primaten-Schädel.

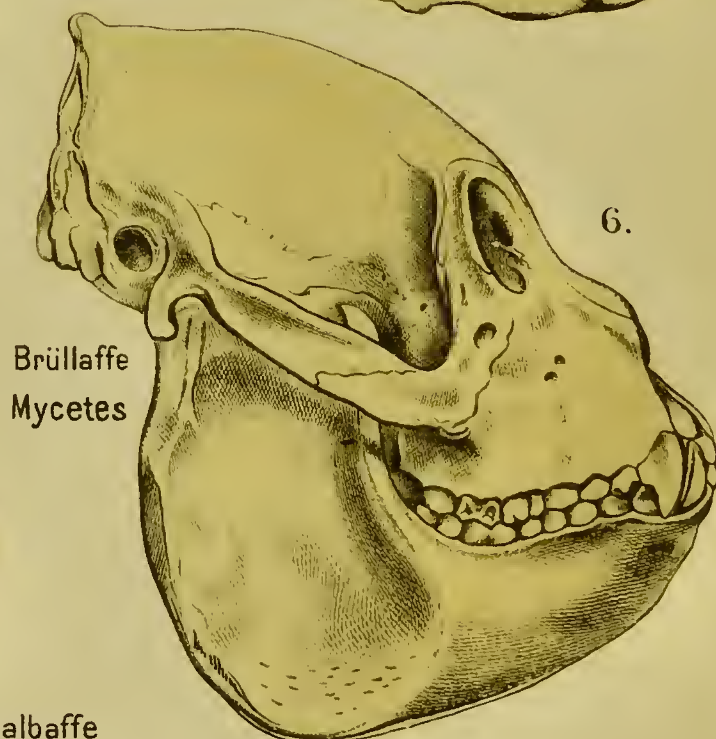


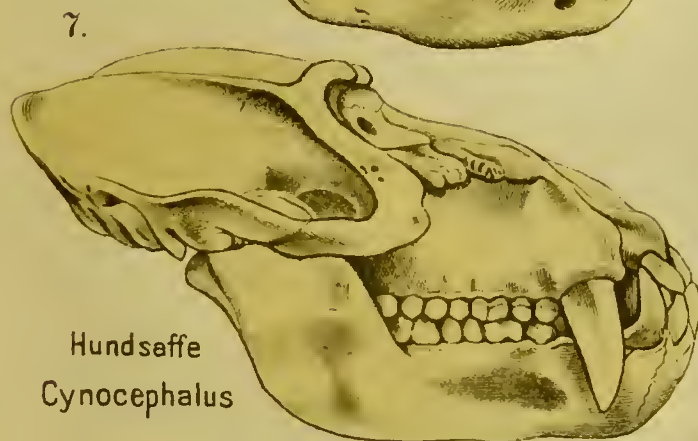


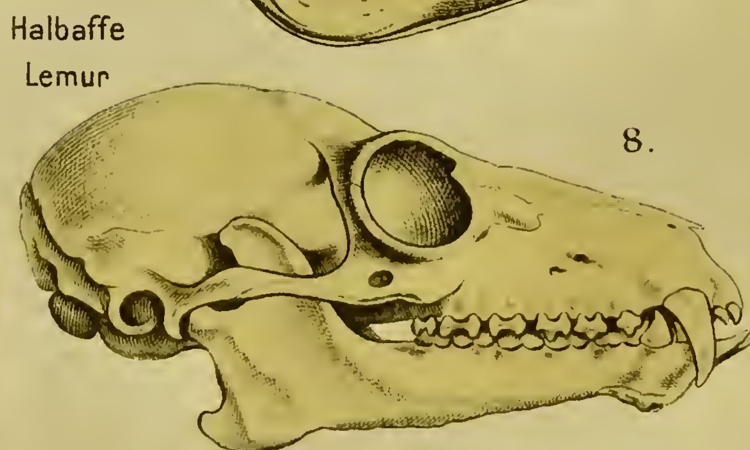












Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

ANTHROPOGENIE

ODER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

KEIMES- UND STAMMES-GESCHICHTE

VON

ERNST HAECKEL

MIT 20 TAFELN, 440 HOLZSCHNITTEN UND 52 GENETISCHEN TABELLEN

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

ZWEITER THEIL

STAMMESGESCHICHTE ODER PHYLOGENIE



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.

STAMMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

WISSENSCHAFTLICHE VORTRÄGE ÜBER DIE GRUNDZÜGE DER MENSCHLICHEN PHYLOGENIE

ZWEITER THEIL DER ANTHROPOGENIE

VON

ERNST HAECKEL

DR. PHIL., DR. MED., DR. JUR.,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.

Sechzehnter Vortrag.

Körperbau des Amphioxus und der Ascidie.

„Der Amphioxus bleibt in der Bildung der wichtigsten Organe zeitlebens auf derselben niedrigen Stufe der Ausbildung stehen, welche alle übrigen Wirbelthiere während der frühesten Zeit ihres Embryolebens rasch durchlaufen. Wir müssen daher den Amphioxus mit besonderer Ehrfurcht als dasjenige ehrwürdige Thier betrachten, welches unter allen noch lebenden Thieren allein im Stande ist, uns eine annähernde Vorstellung von unseren ältesten silurischen Wirbelthier-Ahnen zu geben. Letztere aber stammen von Würmern ab, welche in den heute noch lebenden Ascidien ihre nächsten Blutsverwandten besitzen.“

Der Stammbaum des Menschengeschlechts (1868).

Phylogenetische Methoden. Gegenseitige Ergänzung der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Morphologische Vergleichung des Amphioxus einerseits mit der Cyclostomen-Larve, anderseits mit der Ascidien-Larve.

Inhalt des sechzehnten Vortrages.

Die causale Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes. Einfluss der abgekürzten und der gestörten Vererbung. Abänderung der Palingenesis durch die Cenogenesis. Methode der Phylogenie nach dem Muster der Geologie. Ideale Ergänzung der zusammenhängenden Entwickelungsreihe durch Zusammenstellung realer Bruchstücke. Sicherheit und Berechtigung der phylogenetischen Hypothesen. Bedeutung des Amphioxus und der Ascidie. Naturgeschichte uud Anatomie des Amphioxus. Aeussere Körperform. Hautbedeckung. Oberhaut und Lederhaut. Axenstab oder Chorda. Markrohr. Sinnesorgane. Darm mit vorderem Athmungstheil (Kiemendarm) und hinterem Verdauungstheil (Leberdarm). Leber. Pulsirende Blutgefässe. Rückengefäss über dem Darme (Kiemenvene und Aorta). Bauchgefäss unter dem Darme (Darmvene und Kiemenarterie). Blutbewegung. Leibeshöhle und Kiemenhöhle. Coelom-Taschen. Episomiten (Myotome) und Hyposomiten (Gonotome). Mantelhöhle. Mantellappen oder Kiemendeckel. Segmentale Vornieren (Pronephridien) und Gonaden (Geschlechtsorgane). Hoden und Eierstöcke. Wirbelthier-Natur des Amphioxus. Vergleichung des Amphioxus mit den jugendlichen Lampreten oder Petromyzonten. Vergleichung des Amphioxus mit der Ascidie. Organisation der Mantelthiere oder Tunicaten. Cellulose-Mantel. Kiemensack. Darm. Nervenknoten. Geschlechtsorgane.

Litteratur:

Johannes Müller, 1842. *Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum (Amphioxus lanceolatus). Abhdl. d. Berlin. Akad.*

Wilhelm Müller, 1875. *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere.*

W. Rolph, 1876. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrb. II. Band.*

Paul Langerhans, 1876. *Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikrosk. Anat. XII. Bd.*

Berthold Hatschek, 1884. *Mittheilungen über Amphioxus. Zoolog. Anz. VII. Bd. Nr.* 177.

Eduard Van Beneden *und* **Charles Julin**, 1885. *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biologie, VI. Tome.*

Berthold Hatschek, 1888. *Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. Anatom. Anz. III. Bd., S.* 662.

E. Ray-Lankester, 1889. *Spolia maris. Contributions to the knowledge of Rhabdopleura and Amphioxus.*

Theodor Boveri, 1890. *Ueber die Niere des Amphioxus. (München. Medic. Wochenschrift, Nr.* 26.)

XVI.

Meine Herren!

Indem wir uns von der Keimesgeschichte des Menschen jetzt zur Stammesgeschichte desselben wenden, müssen wir beständig den unmittelbaren ursächlichen Zusammenhang im Auge behalten, welcher zwischen diesen beiden Hauptzweigen der menschlichen Entwickelungsgeschichte besteht. Dieser bedeutungsvolle Causal-Nexus fand seinen einfachsten Ausdruck in dem „Grundgesetze der organischen Entwickelung", dessen Inhalt und Bedeutung wir schon im ersten Vortrage ausführlich erörtert haben. Nach jenem biogenetischen Grundgesetze ist die Ontogenie eine kurze und gedrängte Recapitulation der Phylogenie. Wenn diese Wiederholung oder der Auszug der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte überall vollständig wäre, so würde es eine sehr einfache Aufgabe sein, die ganze Phylogenie auf Grundlage der Ontogenie herzustellen. Wenn man wissen wollte, von welchen Vorfahren jeder höhere Organismus, also auch der Mensch, abstamme, und aus welchen Formen sich sein Geschlecht als Ganzes entwickelt habe, so brauchte man bloss einfach die Formenkette der individuellen Entwickelung vom Ei an genau zu verfolgen; man würde dann jeden hier vorkommenden Formzustand ohne Weiteres als Repräsentanten einer ausgestorbenen alten Ahnenform betrachten können. Nun ist aber diese unmittelbare Uebertragung der ontogenetischen Thatsachen auf phylogenetische Vorstellungen nur bei einem sehr kleinen Theile der Thiere ohne Einschränkung gestattet. Es giebt allerdings auch jetzt noch eine Anzahl von niederen wirbellosen Thieren (z. B. einige Pflanzenthiere und Wurmthiere), bei denen wir jede Keimform ohne Weiteres als die historische Wiederholung oder das porträtähnliche Schattenbild einer ausgestorbenen Stammform zu deuten berechtigt sind. Aber bei der grossen Mehrzahl der Thiere und auch beim Menschen ist das desshalb nicht

möglich, weil durch die unendlich verschiedenen Existenzbedingungen die Keimformen selbst wieder abgeändert worden sind und ihre ursprüngliche Beschaffenheit theilweise eingebüsst haben.

Während der unermesslichen Dauer der organischen Erdgeschichte, während der vielen Millionen Jahre, in denen sich das organische Leben auf unserem Planeten entwickelte, haben bei den meisten Thieren secundäre Veränderungen der Keimungsweise stattgefunden, welche zuerst FRITZ MÜLLER-DESTERRO klar erkannt und in seiner geistvollen Schrift „Für Darwin" in folgendem Satze ausgesprochen hat: „Die in der Entwickelungsgeschichte (des Individuums) erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmählich verwischt, indem die Entwickelung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die frei lebenden Larven zu bestehen haben." Die erste Erscheinung, die Verwischung des ontogenetischen Auszuges, ist durch das Gesetz der vereinfachten oder abgekürzten Vererbung bewirkt. Die zweite Erscheinung, die Fälschung (oder besser die Störung) des ontogenetischen Auszuges, ist durch das Gesetz der abgeänderten, gefälschten oder gestörten Vererbung bedingt. Nach diesem letzteren Gesetze können die Jugendformen der Thiere (nicht bloss die freilebenden Larven, sondern auch die im Mutterleibe eingeschlossenen Embryonen) durch die Einflüsse der nächsten Umgebung ebenso umgebildet werden, wie die ausgebildeten Thiere durch die Anpassung an die äusseren Existenzbedingungen; die Arten werden selbst während der Keimung abgeändert. Nach dem Gesetze der abgekürzten Vererbung aber ist es für alle höheren Organismen (und zwar um so mehr, je höher sie entwickelt sind) von Vortheil, den ursprünglichen Entwickelungsgang abzukürzen, zu vereinfachen und dadurch die Erinnerung an die Vorfahren zu verwischen. Je höher der einzelne Organismus im Thierreiche steht, desto weniger vollständig wiederholt er während seiner Ontogenese die ganze Reihe der Vorfahren, aus Gründen, die zum Theil bekannt, zum Theil noch verborgen sind. Die Thatsache ergiebt sich einfach aus der Vergleichung der verschiedenen individuellen Entwickelungsgeschichten höherer und niederer Thiere in jedem einzelnen Stamme [111]).

In richtiger Würdigung dieses bedeutungsvollen Verhältnisses haben wir die ontogenetischen Phänomene oder die Erscheinungen der individuellen Entwickelung allgemein in zwei verschiedene Gruppen vertheilt, in palingenetische und cenogenetische Phänomene.

Zur Palingenesis oder „Auszugsentwickelung" rechneten wir jene Thatsachen der Keimesgeschichte, welche wir unmittelbar als einen getreuen Auszug der entsprechenden Stammesgeschichte betrachten konnten. Hingegen bezeichneten wir als Cenogenesis oder „Störungsentwickelung" jene ontogenetischen Processe, welche wir nicht direct auf entsprechende phylogenetische Vorgänge beziehen konnten, sondern im Gegentheil als Abänderungen oder Fälschungen der letzteren beurtheilen mussten. Durch diese kritische Sonderung der palingenetischen und der cenogenetischen Keimungs-Erscheinungen erhielt unser biogenetisches Grundgesetz die folgende schärfere Fassung: die schnelle und kurze Keimesgeschichte (Ontogenie) ist ein gedrängter Auszug der langsamen und langen Stammesgeschichte (Phylogenie); dieser Auszug ist um so getreuer und vollständiger, je mehr durch Vererbung die Auszugsentwickelung (Palingenesis) erhalten ist, und je weniger durch Anpassung die Störungsentwickelung (Cenogenesis) eingeführt ist [10].

Um nun in der Keimesgeschichte die palingenetischen und cenogenetischen Erscheinungen naturgemäss zu unterscheiden und daraus richtige Schlüsse auf die Stammesgeschichte zu ziehen, müssen wir die erstere vor Allem vergleichend betreiben. Nur durch vergleichende Ontogenie der verwandten Formen können wir die Spuren ihrer Phylogenie entdecken. Dabei werden wir mit grösstem Vortheil diejenige Methode anwenden, welche schon seit langer Zeit die Geologen benutzen, um die Reihenfolge der sedimentären Gesteine unserer Erdrinde festzustellen. Sie wissen, dass die feste Rinde unseres Erdballs, welche als dünne Schale die gluthflüssige innere Hauptmasse desselben umschliesst, aus zweierlei verschiedenen Hauptklassen von Gesteinen zusammengesetzt ist: erstens aus den sogenannten plutonischen und vulcanischen Felsmassen, welche unmittelbar durch Erstarrung der geschmolzenen inneren Erdmasse an der Oberfläche entstanden sind; und zweitens aus den sogenannten neptunischen (oder sedimentären) Gesteinen, welche durch die umbildende Thätigkeit des Wassers aus den ersteren entstanden, und schichtenweise über einander auf dem Boden der Gewässer abgesetzt sind. Zuerst bildete jede dieser neptunischen Schichten ein weiches Schlammlager; im Laufe der Jahrtausende aber verdichtete sich dasselbe zu fester, harter Felsmasse (Sandstein, Mergel, Kalkstein u. s. w.), und schloss zugleich bleibend die festen und unverweslichen Körper ein, welche zufällig in den weichen Schlamm hinein gerathen waren. Zu diesen Kör-

pern, die auf solche Weise entweder selbst „versteinert“ wurden oder charakteristische Abdrücke ihrer Körperform im weichen Schlamm hinterliessen, gehören vor allen die festeren Theile der Thiere und Pflanzen, die während der Ablagerung jener Schlammschicht daselbst lebten und starben.

Jede neptunische Gesteinsschicht enthält demnach ihre charakteristischen Versteinerungen, die Reste von Thieren und Pflanzen, welche während jener bestimmten Periode der Erdgeschichte gelebt haben. Indem man nun diese Schichten vergleichend zusammenstellt, ist man im Stande, die ganze Reihe der Erdperioden im Zusammenhange zu übersehen. Alle Geologen sind jetzt darüber einig, dass eine solche bestimmte historische Reihenfolge von Gebirgsformationen nachzuweisen ist, und dass die untersten dieser Schichten in uralten, die obersten derselben in den jüngsten Zeiten abgelagert worden sind. Aber an keiner Stelle der Erde findet sich die ganze Reihenfolge der Schichtensysteme vollständig über einander; an keiner Stelle ist dieselbe auch nur annähernd vollständig beisammen. Vielmehr ist die Reihenfolge der verschiedenen Erdschichten und der ihnen entsprechenden Zeiträume der Erdgeschichte, wie sie allgemein von den Geologen angenommen wird, nur eine ideale, in der Wirklichkeit nicht vorhandene Construction, entstanden durch Zusammenstellung der einzelnen Erfahrungen, welche an verschiedenen Stellen der Erdoberfläche über die Aufeinanderfolge der Schichten gemacht worden sind (vergl. den XVIII. Vortrag).

Genau ebenso werden wir jetzt bei der Phylogenie des Menschen verfahren. Wir werden versuchen, aus verschiedenen phylogenetischen Bruchstücken, die sich bei sehr verschiedenen Gruppen des Thierreichs vorfinden, ein ungefähres Gesammtbild von der Ahnen-Reihe des Menschen zusammenzusetzen. Sie werden sehen, dass wir wirklich im Stande sind, durch die richtige Zusammenstellung und Vergleichung der Keimesgeschichte von sehr verschiedenen Thieren uns ein annähernd vollständiges Bild von der paläontologischen Entwickelungsgeschichte der Vorfahren des Menschen und der Säugethiere zu verschaffen; ein Bild, welches wir aus der Ontogenie der Säugethiere allein niemals hätten erschliessen können. In Folge der erwähnten cenogenetischen Processe, der gestörten und der abgekürzten Vererbung, sind in der individuellen Entwickelungsgeschichte des Menschen und der übrigen Säugethiere ganze Entwickelungsreihen niederer Stufen, besonders aus den frühesten Perioden, ausgefallen oder durch Abänderungen gefälscht.

Aber bei niederen Wirbelthieren und bei deren wirbellosen Vorfahren treffen wir gerade jene niederen Formstufen in ihrer ursprünglichen Reinheit vollständig an. Insbesondere haben sich bei dem allerniedrigsten Wirbelthiere, beim Amphioxus, gerade die ältesten Stammformen noch vollständig in der Keimesentwickelung conservirt. Weiterhin finden sich wichtige Anhaltspunkte bei den Fischen vor, welche zwischen den niederen und höheren Wirbelthieren in der Mitte stehen und uns wieder den Verlauf der Phylogenesis einige Perioden weiter aufklären. An die Fische schliessen sich die Amphibien an, deren Keimesgeschichte wir ebenfalls höchst wichtige Aufschlüsse verdanken. Sie bilden den Uebergang zu den Amnioten oder höheren Wirbelthieren, bei denen die mittleren und älteren Entwickelungsstadien der Vorfahren entweder gefälscht oder abgekürzt sind, wo wir aber die neueren Stadien des phylogenetischen Processes in der Ontogenesis noch heute wohl conservirt finden. Wir sind also im Stande, indem wir die individuellen Entwickelungsgeschichten der verschiedenen Wirbelthier-Gruppen zusammenstellen und vergleichen, uns ein annähernd vollständiges Bild von der paläontologischen Entwickelungsgeschichte der Vorfahren des Menschen innerhalb des Wirbelthierstammes zu verschaffen. Wenn wir aber von den niedersten Wirbelthieren noch tiefer hinabsteigen und deren Keimgeschichte mit derjenigen der stammverwandten wirbellosen Thiere vergleichen, können wir den Stammbaum unserer thierischen Ahnen noch viel weiter, bis zu den niedersten Pflanzenthieren und Urthieren hinab, verfolgen.

Indem wir nun jetzt den dunkeln Pfad dieses phylogenetischen Labyrinthes betreten, festhaltend an dem Ariadne-Faden des biogenetischen Grundgesetzes und geleitet von der Leuchte der vergleichenden Anatomie, werden wir zunächst nach der eben erörterten Methode aus den mannichfaltigen Keimesgeschichten sehr verschiedener Thiere diejenigen Fragmente herausfinden und ordnen müssen, aus denen sich die Stammesgeschichte des Menschen zusammensetzen lässt. Dabei möchte ich Sie noch besonders darauf aufmerksam machen, dass wir uns dieser Methode hier ganz mit derselben Sicherheit und mit demselben Rechte bedienen, wie in der Geologie. Kein Geologe hat mit Augen gesehen, dass die ungeheuren Gebirgsmassen, welche unsere Steinkohlen-Formation, unser Salzgebirge, den Jura, die Kreide u. s. w. zusammensetzen, wirklich aus dem Wasser abgesetzt worden sind. Dennoch zweifelt kein Einziger an dieser Thatsache. Auch hat kein Geologe wirklich beobachtet, dass diese verschiedenen

neptunischen Gebirgs-Formationen in einer bestimmten Reihenfolge nach einander entstanden sind, und dennoch sind Alle einstimmig von dieser Reihenfolge überzeugt. Das rührt daher, dass eben nur durch die hypothetische Annahme jener neptunischen Schichtenbildung und dieser Reihenfolge sich überhaupt die Natur und die Entstehung aller jener Gebirgsmassen vernunftgemäss begreifen lässt. Weil dieselbe allein durch die angeführten geologischen Hypothesen sich begreifen und erklären lässt, desshalb gelten diese Hypothesen allgemein als sichere und unentbehrliche „geologische Theorien“.

Ganz denselben Werth können aber aus denselben Gründen unsere phylogenetischen Hypothesen beanspruchen. Indem wir diese aufstellen, verfahren wir nach denselben inductiven und deductiven Methoden und mit derselben annähernden Sicherheit, wie die Geologen. Weil wir allein mit Hülfe dieser phylogenetischen Hypothesen die Natur und Entstehung des Menschen und der übrigen Organismen begreifen, weil wir durch sie allein das Causalitäts-Bedürfniss unserer Vernunft befriedigen können, desshalb halten wir sie für richtig, desshalb beanspruchen wir für sie den Werth von „biologischen Theorien“. Und wie jetzt die geologischen Hypothesen allgemein angenommen sind, die noch im Anfange unseres Jahrhunderts als speculative Luftschlösser verlacht wurden, so werden noch vor Ende dieses Jahrhunderts unsere phylogenetischen Hypothesen zur Geltung kommen, welche jetzt noch viele Naturforscher als „naturphilosophische Träumereien“ verspotten. Freilich werden Sie bald sehen, dass unsere Aufgabe nicht so einfach ist, wie jene der Geologen. Sie ist in demselben Maasse schwieriger und verwickelter, in welchem sich die Organisation des Menschen über die Structur der Gebirgsmassen erhebt[112]).

Treten wir nun an diese Aufgabe näher heran, so gewinnen wir ein ausserordentlich wichtiges Hülfsmittel zunächst durch die vergleichende Keimesgeschichte von zwei niederen Thierformen. Das eine dieser Thiere ist das Lanzetthierchen (*Amphioxus*), das andere ist die Seescheide (*Ascidia*), Taf. X und XI. Beide Thiere sind höchst bedeutsam. Beide stehen an der Grenze zwischen den beiden Hauptabtheilungen des Thierreiches, die man seit Lamarck (1801) als Wirbelthiere und wirbellose Thiere unterscheidet. Die Wirbelthiere umfassen die früher schon aufgeführten Klassen vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf (Schädellose, Lampreten, Fische, Dipneusten, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere). Alle übrigen Thiere fasste man diesen gegen-

über nach dem Vorgange LAMARCK's früher als „Wirbellose" zusammen. Wie wir aber gelegentlich bereits früher erwähnten, sind die wirbellosen Thiere wieder aus einer Anzahl ganz verschiedener Stämme zusammengesetzt. Von diesen interessiren uns die Sternthiere, die Weichthiere, die Gliederthiere hier gar nicht, weil sie selbstständige Hauptzweige des thierischen Stammbaumes sind, die mit den Wirbelthieren gar Nichts zu schaffen haben. Hingegen ist für uns von hohem Interesse, eine erst neuerdings genauer untersuchte und sehr interessante Thier-Gruppe, welche für den Stammbaum der Wirbelthiere die grösste Bedeutung besitzt. Das ist der Stamm der Mantelthiere oder Tunicaten. Ein Mitglied dieses Stammes, die Seescheide oder Ascidie, schliesst sich in ihrem wesentlichen inneren Bau und in ihrer Keimungsweise aufs engste an das niederste Wirbelthier, den Amphioxus oder das Lanzetthierchen, an. Man hatte bis zum Jahre 1866 keine Vorstellung von dem engen Zusammenhang dieser beiden, scheinbar sehr verschiedenen Thierformen, und es war ein sehr glücklicher Zufall, dass gerade damals, wo die Frage der Abstammung der Wirbelthiere von den wirbellosen Thieren in den Vordergrund trat, die Keimesgeschichte dieser beiden nächst verwandten Thiere entdeckt wurde. Um dieselbe richtig zu verstehen, müssen wir uns zunächst die beiden merkwürdigen Thiere im ausgebildeten Zustande ansehen und ihre Anatomie vergleichen.

Wir beginnen mit dem Lanzelot oder Lanzetthierchen, *Amphioxus*, welches nächst dem Menschen das wichtigste und interessanteste aller Wirbelthiere ist. Wie der Mensch auf dem höchsten Gipfel, so steht der Amphioxus an der tiefsten Wurzel des Vertebraten-Stammes. (Vergl. Fig. 201 und Taf. XI, Fig. 15.) Der Amphioxus wurde zuerst im Jahre 1774 von dem deutschen Naturforscher PALLAS beschrieben. Er erhielt dieses kleine Thierchen aus der Nordsee von England zugeschickt, glaubte darin eine nahe Verwandte unserer gewöhnlichen Wegschnecke (*Limax*) zu erkennen und nannte es daher *Limax lanceolatus*. Ueber ein halbes Jahrhundert hindurch kümmerte sich Niemand weiter um diese angebliche Nacktschnecke. Erst im Jahre 1834 wurde das unscheinbare Thierchen im Sande des Posilippo bei Neapel lebend beobachtet, und zwar von dem dortigen Zoologen COSTA. Dieser behauptete, dass dasselbe keine Schnecke, sondern ein Fischchen sei, und nannte es *Branchiostoma lubricum*. Fast gleichzeitig wies ein englischer Naturforscher, YARRELL, ein inneres Axen-Skelet in demselben nach und gab ihm den Namen *Amphioxus lanceolatus*. Am genauesten

untersuchte es dann 1839 der berühmte Berliner Zoologe JOHANNES MÜLLER, dem wir eine sehr gründliche und ausführliche Abhandlung über seine Anatomie verdanken[113]. In neuester Zeit ist durch die gründlichen Untersuchungen mehrerer ausgezeichneter Beobachter, vor Allen von HATSCHEK und BOVERI, unsere anatomische Kenntniss des Lanzelot wesentlich ergänzt und namentlich auch der feinere Bau näher bekannt geworden[114].

Der Amphioxus lebt an flachen, sandigen Stellen der Meeresküste, theilweise im Sande vergraben, und ist, wie es scheint, sehr verbreitet in verschiedenen Meeren. Er ist gefunden in der Nordsee (an den grossbritannischen und scandinavischen Küsten, sowie bei Helgoland); im Mittelmeer an verschiedenen Stellen (z. B. bei Nizza, Neapel und Messina). Er kommt ferner an der brasilianischen Küste vor und ebenso an entfernten Gestaden des Pacifischen Oceans (Küsten von Peru, Borneo, China, Australien u. s. w.). Die exotischen Arten der Gattung sind neuerdings von PETERS und E. RAY-LANKESTER genauer unterschieden worden, besonders nach der Zahl der Metameren oder Segmente, welche zwischen 50 und 80 schwankt[113]. Die sechs Species müssen noch näher untersucht werden; doch scheint der innere Körperbau bei allen im Wesentlichen derselbe zu sein.

JOHANNES MÜLLER stellte das Lanzetthierchen im System zu den Fischen, obwohl er hervorhob, dass die Unterschiede dieses einfachsten Wirbelthierchens von den niedersten Fischen viel bedeutender sind, als die Unterschiede aller Fische von den Amphibien. Damit wird aber die richtige Werthschätzung des bedeutungsvollen Thierchens noch lange nicht ausgedrückt. Vielmehr können wir mit voller Sicherheit den wichtigen Satz aufstellen: **Der Amphioxus ist von den Fischen viel verschiedener als die Fische vom Menschen** und von allen übrigen Wirbelthieren. Er ist in der That seiner ganzen Organisation nach so sehr von allen anderen Vertebraten verschieden, dass wir nach den Gesetzen der systematischen Logik zunächst zwei Haupt-Abtheilungen in diesem Stamme unterscheiden müssen: I. **Schädellose** oder *Acrania* (Amphioxus und seine ausgestorbenen Verwandten) und II. **Schädelthiere** oder *Craniota* (der Mensch und alle übrigen Wirbelthiere)[115].

Die erste, niedere Abtheilung bilden die Wirbelthiere ohne Wirbel und Schädel, welche wir eben deshalb **Schädellose** oder **Acranier** nennen. Hiervon lebt heutzutage nur noch der Amphioxus, während in früheren Zeiten der Erdgeschichte zahlreiche

und verschiedenartige Formen dieser Abtheilung existirt haben müssen. Wir dürfen hier ein allgemeines Gesetz aussprechen, welches jeder Anhänger der Entwickelungs-Theorie zugeben wird: Solche ganz eigenthümliche und isolirte Thierformen, wie der Amphioxus, welche scheinbar im System der Thiere vereinzelt dastehen, sind immer die letzten Mohikaner, die letzten überlebenden Reste einer ausgestorbenen Thiergruppe, von welcher in früheren Zeiten der Erdgeschichte zahlreiche und mannichfaltige Formen existirten. Da der Amphioxus ganz weich ist, da er keine festen Körpertheile, keine versteinerungsfähigen Organe besitzt, so dürfen wir annehmen, dass auch alle seine zahlreichen ausgestorbenen Verwandten ebenso weich waren und daher keine fossilen Abdrücke oder Versteinerungen hinterlassen konnten.

Diesen Schädellosen oder Acraniern gegenüber steht die zweite Hauptabtheilung der Vertebraten, welche alle übrigen Wirbelthiere von den Fischen bis zum Menschen hinauf umfasst. Alle diese Wirbelthiere haben einen Kopf, der deutlich vom Rumpfe geschieden ist und einen Schädel mit Gehirn enthält; alle haben ein centralisirtes Herz, ausgebildete Nieren u. s. w. Wir nennen sie Schädelthiere oder Cranioten. Aber auch diese Schädelthiere sind in der ersten Jugend schädellos. Wie Sie bereits aus der Ontogenesis des Menschen wissen, durchläuft auch jedes Säugethier in frühen Zeiten der individuellen Entwickelung jenen wichtigen Zustand, welchen wir als Chordula bezeichnet haben; auf dieser niederen Bildungsstufe besitzt dasselbe weder Wirbel, noch Schädel, noch Gliedmaassen (Fig. 80—83, S. 232). Aber auch nachdem die Bildung der „Urwirbel“ oder Segmente begonnen hat, besitzt der gegliederte Keim der Amnioten noch eine Zeitlang die ganz einfache Gestalt einer leierförmigen Scheibe oder Schuhsohle, an welcher Extremitäten oder Gliedmaassen noch gar nicht vorhanden sind. Wenn wir diesen frühen embryonalen Formzustand mit dem entwickelten Lanzetthierchen vergleichen, so können wir sagen: der Amphioxus ist in gewissem Sinne ein persistenter Embryo, eine bleibende Keimform der Schädelthiere; er erhebt sich nie über einen gewissen niederen, von uns längst überwundenen, frühen Jugendzustand.

Das vollkommen ausgebildete Lanzetthierchen (Fig. 201) wird 5—6 Centimeter (über zwei Zoll) lang, ist farblos oder schwach röthlich gefärbt, und hat die Gestalt eines schmalen lanzetförmigen, Blattes. Der Körper ist vorn und hinten zugespitzt, von beiden Seiten her aber stark zusammengedrückt. Von Gliedmaassen ist

keine Spur vorhanden. Die äussere Hautdecke ist sehr zart und dünn, nackt, durchscheinend und besteht aus zwei verschiedenen Schichten: aus einer einfachen äussersten Zellenschicht, der Oberhaut (Taf. X, Fig. 13 *h*), und einer dünnen, darunter gelegenen Lederhaut (Fig. 13 *l*). Ueber die Mittellinie des Rückens zieht ein schmaler Flossensaum, welcher sich hinten in eine ovale Schwanzflosse verbreitert und unten in eine kurze Afterflosse fortsetzt. Der Flossenraum wird durch zahlreiche viereckige, elastische Flossenplättchen gestützt (Taf. XI, Fig. 15 *f*). Die feinen parallelen Linien unter der Haut, welche in der Mittellinie jeder Seite einen nach vorn gerichteten, spitzen Winkel bilden (Fig. 15 *r* und *b*), sind die Grenzlinien der Muskelplatten oder Myotome; ihre Zahl beträgt beim europäischen *Amphioxus lanceolatus* 60—62 und bezeichnet die Zahl der Metameren oder „Ursegmente", welche den Körper zusammensetzen [113]).

Mitten im Körper finden wir einen dünnen, knorpelartigen Strang, der durch die Längsaxe des ganzen Körpers von vorn nach hinten durchgeht und nach beiden Enden hin sich gleichmässig zuspitzt (Fig. 201 *i*). Dieser gerade, cylindrische, seitlich etwas zusammengedrückte Knorpelstab ist der Axenstab oder die Chorda dorsalis, er vertritt hier ganz allein das Rückgrat oder die Wirbelsäule. Beim Amphioxus entwickelt sich die Chorda nicht weiter, sondern bleibt zeitlebens in diesem einfachsten ursprünglichen Zustande bestehen. Sie ist umschlossen von einer häutigen festen Hülle, der Chorda-Scheide oder *Perichorda*. Das Verhalten dieser letzteren und der von ihr ausgehenden Bildungen lässt sich am besten auf dem Querschnitte des Amphioxus übersehen (Fig. 207; Taf. X, Fig. 13 *cs*). Die Chorda-Scheide bildet unmittelbar über der Chorda ein cylindrisches Rohr, und in diesem Rohre eingeschlossen liegt das Central-Nervensystem, das Markrohr oder Medullarrohr (Taf. XI, Fig. 15 *m*). Dieses wichtige Seelen-Organ bleibt hier ebenfalls zeitlebens in der allereinfachsten Gestalt bestehen, als ein cylindrisches Rohr, das vorn und hinten fast gleichmässig einfach endet und dessen dicke Wand einen engen Canal umschliesst. Jedoch ist das vordere Ende mehr abgerundet und enthält eine kleine, kaum merkliche blasenförmige Anschwellung des Canals (Fig. 15 m_1). Dieses Bläschen ist als Andeutung einer eigentlichen Hirnblase aufzufassen, als ein Rudiment des Gehirns. Am vordersten Ende desselben findet sich ein kleiner schwarzer Pigmentfleck, das Rudiment eines Auges; und ein enger Canal führt zu einem Sinnesorgan der Oberfläche. In der Nähe dieses Augen-

fleckes befindet sich auf der linken Seite eine kleine flimmernde Grube, das unpaare Geruchsorgan. Ein Gehörorgan fehlt vollständig. Diese mangelhafte Entwickelung der höheren Sinnesorgane ist wahrscheinlich zum grossen Theile nicht als ursprünglicher Zustand, sondern als Rückbildung zu deuten.

Unterhalb des Axenstabes oder der Chorda dorsalis verläuft ein sehr einfacher Darmcanal, ein Rohr, welches an der Bauchseite des Thierchens vorn durch eine Mundöffnung und hinten durch eine Afteröffnung ausmündet. Die ovale Mundöffnung ist von einem Knorpelringe umgeben, an welchem 20—30 Knorpelfäden (Tastorgane) ansitzen (Fig. 201 *a*). Durch eine mittlere Einschnürung zerfällt der Darmcanal in zwei ganz verschiedene Abschnitte von fast gleicher Länge. Der vordere Abschnitt oder Kopfdarm dient zur Athmung, der hintere Abschnitt oder Rumpfdarm zur Verdauung. Die Grenze zwischen beiden Darm-Regionen bezeichnet zugleich die Grenze zwischen beiden Körper-Regionen, zwischen Kopf und Rumpf. Der Kopfdarm oder „Kiemendarm" bildet einen weiten Kiemenkorb, dessen Wand gitterförmig, von zahlreichen Kiemenspalten durchbrochen ist (Fig. 201 *d*; Taf. XI, Fig. 15 *k*). Die feinen Balken des Kiemenkorbes zwischen den Spalten werden durch feste parallele Stäbchen gestützt, die paarweise durch Querstäbchen verbunden sind. Das Wasser, welches der Amphioxus durch die Mundöffnung aufnimmt, gelangt durch diese Spalten des Kiemenkorbes in die ihn umgebende grosse Kiemenhöhle oder Mantelhöhle, und tritt dann weiter hinten durch ein Loch derselben nach aussen, durch das Athemloch oder Mantelloch (*Porus branchialis*, Fig. 201 *c*). Unten an der Bauchseite des Kiemenkorbes findet sich in der Mittellinie eine flimmernde Rinne mit drüsiger Wand (die Schlundrinne oder Hypobranchial-Rinne), die ebenso bei den Ascidien und bei den Larven der Cyclostomen wiederkehrt; sie ist desshalb von Interesse, weil sich aus ihr bei den höheren Wirbelthieren die Schilddrüse am Kehlkopfe (unterhalb des sogenannten „Adamsapfels") entwickelt hat (Fig. 15 *y*).

Hinter dem athmenden oder respiratorischen Theile des Darmcanals kommt zweitens der verdauende Abschnitt oder digestive Theil desselben, der Rumpfdarm oder Leberdarm. Die kleinen Körperchen, welche der Amphioxus mit dem Athmungswasser aufnimmt, Infusorien, Diatomeen, Bestandtheile von zersetzten Pflanzen- und Thierkörpern u. s. w., gelangen aus dem Kiemenkorbe hinten in den verdauenden Abschnitt des Darmcanals hinein und werden hier als Nahrung aufgenommen und verarbeitet.

Von einem etwas erweiterten Abschnitte, der dem Magen entspricht (Fig. 201 *e*), geht ein länglicher, taschenförmiger Blindsack gerade nach vorn ab (*f*), er liegt unten auf der rechten Seite des Kiemenkorbes und endigt blind geschlossen ungefähr in seiner Mitte. Das ist die Leber des Amphioxus, die einfachste Form der Leber, die wir bei den Wirbelthieren überhaupt kennen. Auch beim Menschen entwickelt sich, wie wir sehen werden, die Leber als ein taschenförmiger Blindsack, der sich hinter dem Magen aus dem Darmcanal ausstülpt.

Nicht minder merkwürdig als die Bildung des Darmes ist die Bildung des Blutgefäss-Systems bei unserem Thierchen. Während nämlich alle anderen Wirbelthiere ein gedrungenes, dickes, beutelförmiges Herz haben, welches sich an der Kehle aus der unteren Wand des Vorderdarmes entwickelt, und von welchem die Blutgefässe ausgehen, findet sich beim Amphioxus überhaupt kein besonderes centralisirtes Herz vor, welches durch seine Pulsationen das Blut fortbewegt. Vielmehr wird diese Bewegung, wie bei den

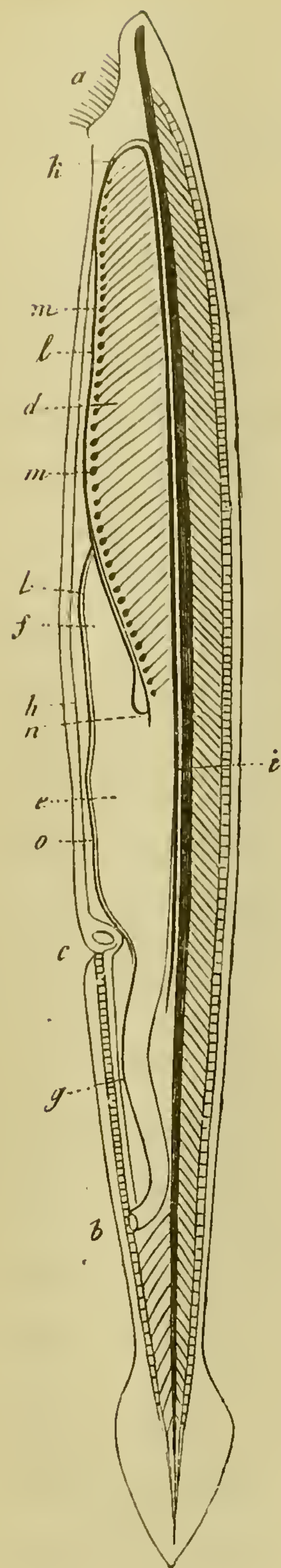


Fig. 201. **Das Lanzetthierchen** (*Amphioxus lanceolatus*), zweimal vergrössert, von der linken Seite gesehen (die Längsaxe steht senkrecht; das Mundende ist nach oben, das Schwanzende nach unten gerichtet (ebenso wie auf Taf. XI. Fig. 15). *a* Mundöffnung, von Bartfäden umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Kiemenloch (*Porus branchialis*). *d* Kiemenkorb. *e* Magen. *f* Leber. *g* Dünndarm. *h* Kiemenhöhle. *i* Chorda (Axenstab), unter derselben die Aorta. *k* Aortenbogen. *l* Stamm der Kiemenarterie. *m* Anschwellungen an den Aesten derselben. *n* Hohlvene. *o* Darmvene.

Ringelwürmern, durch die dünnen, röhrenförmigen Blutgefässe selbst bewirkt, welche die Function des Herzens übernehmen, sich in ihrer ganzen Länge pulsirend zusammenziehen und so das farblose Blut durch den ganzen Körper treiben. Dieser Blutkreislauf ist so einfach und dabei so merkwürdig, dass wir ihn kurz betrachten wollen. Wir können vorn an der unteren Seite des Kiemenkorbes anfangen. Da liegt in der Mittellinie ein grosser Gefässstamm, welcher dem Herzen der übrigen Wirbelthiere und dem daraus entspringenden Stamm der Kiemenarterie entspricht, und welcher das Blut in die Kiemen hineintreibt (Fig. 201 *l*). Zahlreiche, kleine

Gefässbogen gehen jederseits aus dieser Kiemenarterie in die Höhe und bilden an der Abgangsstelle kleine herzähnliche Anschwellungen oder Bulbillen (*m*); sie steigen längs der Kiemenbogen zwischen den Kiemenspalten um den Vorderdarm empor, und vereinigen sich als Kiemenvenen oberhalb des Kiemenkorbes in einem grossen Gefässstamm, der unterhalb der Chorda dorsalis verläuft. Dieser Stamm ist die Hauptarterie oder die primitive Aorta (Taf. X, Fig. 13 *t*; Taf. XI, Fig. 15 *t*). Zwischen Darm und Chorda verläuft die Aorta gerade so wie bei allen höheren Wirbelthieren (Fig. 204 *D*). Die Gefässästchen, welche diese Aorta an alle Theile des ganzen Körpers abgiebt, sammeln sich wieder in einem grossen venösen Gefässe, welches sich an die untere Seite des Darmes begiebt und hier als Darmvene bezeichnet werden kann (*Vena subintestinalis*, Fig. 201 *o*, 202 *E*; Taf. X, Fig. 15 *v*; Taf. XI, Fig. 13 *v*). Sie geht weiter über auf den Leberschlauch, bildet hier eine Art Pfortader, indem sie den Leber-Blindsack mit einem feinen Gefässnetz umspinnt, und geht dann als Lebervene in einen nach vorn gerichteten Stamm über, den wir Hohlvene nennen können (Fig. 201 *n*). Dieser letztere tritt direct wieder an die Bauchseite des Kiemenkorbes und geht hier unmittelbar in die als Ausgangspunkt angenommene Kiemenarterie über. Wie eine ringförmig geschlossene Wasserleitung geht dieses unpaare Hauptgefäss-Rohr des Amphioxus längs des Darmrohres durch seinen ganzen Körper hindurch und pulsirt in seiner ganzen Länge oben und unten. Ungefähr innerhalb einer Minute wird so das farblose Blut durch den ganzen Körper des Thierchens hindurch getrieben. Wenn das obere Rohr sich pulsirend zusammenzieht, füllt sich das untere mit Blut, und umgekehrt. Oben strömt das Blut von vorn nach hinten, unten hingegen von hinten nach vorn. Das ganze lange Gefässrohr, welches unten längs der Bauchseite des Darmrohres verläuft, und welches venöses Blut enthält, kann als Hauptvene (*Vena principalis*) bezeichnet und mit dem sogenannten Bauchgefäss der Würmer verglichen werden. Hingegen ist das lange gerade Gefässrohr, welches oben längs der Rückenlinie des Darmrohres zwischen diesem und der Chorda verläuft, und welches arterielles Blut enthält, einerseits offenbar identisch mit der Aorta der übrigen Wirbelthiere oder der Hauptarterie (*Arteria principalis*); anderseits kann man sie mit dem sogenannten Rückengefäss der Würmer vergleichen.

Schon Johannes Müller erkannte diese wichtige Uebereinstimmung in der Bildung des Blutgefäss-Systems beim Lanzetthier-

chen und bei den Würmern. Er hob namentlich die Analogie Beider, ihre physiologische Aehnlichkeit, hervor, indem das Blut in Beiden durch die pulsirenden Zusammenziehungen der grossen Gefässröhren in ihrer ganzen Länge fortgetrieben wird, nicht durch ein centralisirtes Herz, wie bei allen übrigen Wirbelthieren. Indessen ist dieser wichtige Vergleich wohl mehr als eine blosse Analogie. Er besitzt wahrscheinlich die tiefere Bedeutung einer wahren Homologie, und beruht auf einer morphologischen Uebereinstimmung der verglichenen Organe. Wir erfahren demnach durch den Amphioxus, dass die Aorta, die unpaare, zwischen Darm und Chorda verlaufende Hauptarterie der Wirbelthiere (*Arteria principalis*), ursprünglich aus dem Rückengefäss der Würmer entstanden ist. Hingegen ist das Bauchgefäss der letzteren nur noch in der unpaaren, unten am Darm verlaufenden Darmvene des Amphioxus (und ihrer vorderen Fortsetzung: Pfortader, Lebervene, Hohlvene, Kiemenarterie) erhalten. Bei allen übrigen Wirbelthieren tritt diese Darmvene (ursprünglich das venöse Hauptgefäss oder die *Vena principalis*) im entwickelten Thierkörper ganz hinter anderen Venen zurück.

Sehr wichtige und eigenthümliche morphologische Verhältnisse zeigt beim Amphioxus das *Coelom* oder die Leibeshöhle. Ihre Keimesgeschichte ist von grundlegender Bedeutung für die Stammesgeschichte der Leibeshöhle beim Menschen und bei allen anderen Wirbelthieren. Wie wir schon früher (im X. Vortrage) gesehen

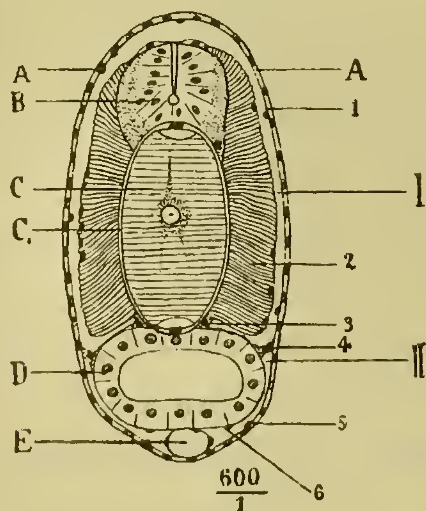


Fig. 202.

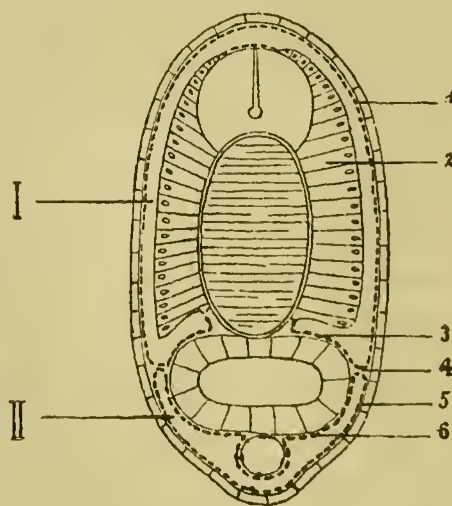


Fig. 203.

Fig. 202. **Querschnitt durch eine Amphioxus-Larve** mit fünf Kiemenspalten, durch die Mitte des Körpers. — Fig. 203. **Schema desselben Querschnitts.** Nach Hatschek. *A* Oberhaut. *B* Markrohr. *C* Chorda. C_1 Innere Chorda-Scheide. *D* Darm-Epithel. *E* Darm-Vene. 1 Lederplatte (Cutis). 2 Muskelplatte (Myotom). 3 Skeletplatte (Sclerotom). 4 Coeloseptum (Scheidewand zwischen dorsalem und ventralem Coelom). 5 Hautfaserplatte. 6 Darmfaserplatte. *I* Myocoel (dorsale Leibeshöhle). *II* Splanchnocoel (ventrale Leibeshöhle).

haben, zerfallen die paarigen Coelom-Taschen hier frühzeitig durch transversale Einschnürungen in eine Doppelreihe von Somiten oder Ursegmenten (Fig. 148, S. 334), und jedes von diesen theilt sich wieder durch eine frontale oder laterale Einschnürung in ein oberes (dorsales) und ein unteres (ventrales) Täschchen. Aus der inneren oder medialen Wand der Episomiten oder Dorsaltaschen entsteht die Muskelplatte (Fig. 202 *2*); aus der äusseren oder lateralen Wand die Lederplatte (*1*); beide sind getrennt durch die Muskelhöhle oder das Myocoel (*I*). Die Hyposomiten hingegen, oder die Ventraltaschen, fliessen zur Bildung einer einfachen engen Leibeshöhle zusammen, dem Splanchnocoel (*II*).

Während diese wichtigen Bau-Verhältnisse im Rumpfe des Amphioxus (im hinteren Drittel, Fig. 202—205) sehr klar zu Tage

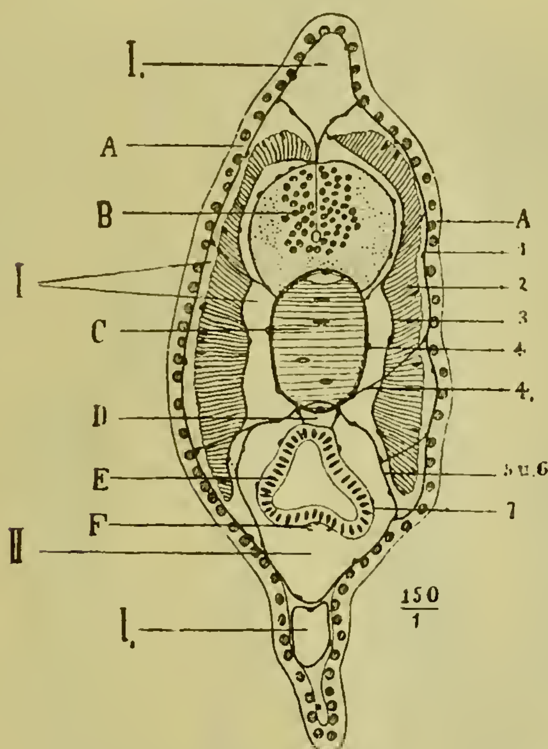


Fig. 204.

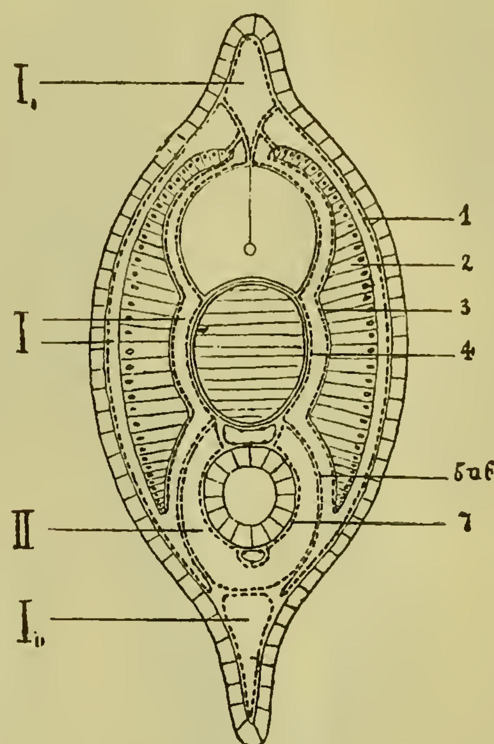


Fig. 205.

Fig. 204. **Querschnitt durch einen jungen Amphioxus,** gleich nach der Verwandlung, durch das hintere Drittel (zwischen Mantelloch und After). — Fig. 205 **Schema desselben Querschnitts.** Nach Hatschek. *A* Oberhaut. *B* Markrohr. *C* Chorda. *D* Aorta. *E* Darm-Epithel. *F* Darm-Vene. 1 Lederplatte. 2 Muskelplatte. 3 Fascienplatte. 4 Aeussere Chordascheide. 5 Myoseptum. 6 Hautfaserplatte. 7 Darmfaserplatte. *I* Myocoel. *II* Splanchnocoel. *I,* Rückenflosse. *I,,* Afterflosse.

treten, ist das nicht der Fall im Kopfe, im vorderen Drittel (Fig. 206). Hier finden sich viel verwickeltere Einrichtungen, welche erst durch die im folgenden Vortrage zu untersuchende Keimesgeschichte verständlich werden (vergl. Fig. 229). Der Kiemen-Darm liegt hier frei in einer geräumigen, mit Wasser gefüllten Höhle, die man früher irrthümlich für die Leibeshöhle hielt (Fig. 206 *A*). In der That ist aber diese Mantelhöhle (gewöhnlich „Kiemenhöhle“

oder „Peribranchial-Höhle“ genannt) eine secundäre Bildung, entstanden durch die Entwickelung von ein paar seitlichen Mantellappen oder Kiemendeckeln (M_1, U). Die wahre Leibeshöhle (Lh) ist sehr eng und ganz geschlossen, ausgekleidet vom Coelom-Epithel. Hingegen ist die Kiemenhöhle (A) mit Wasser erfüllt und ihre ge-

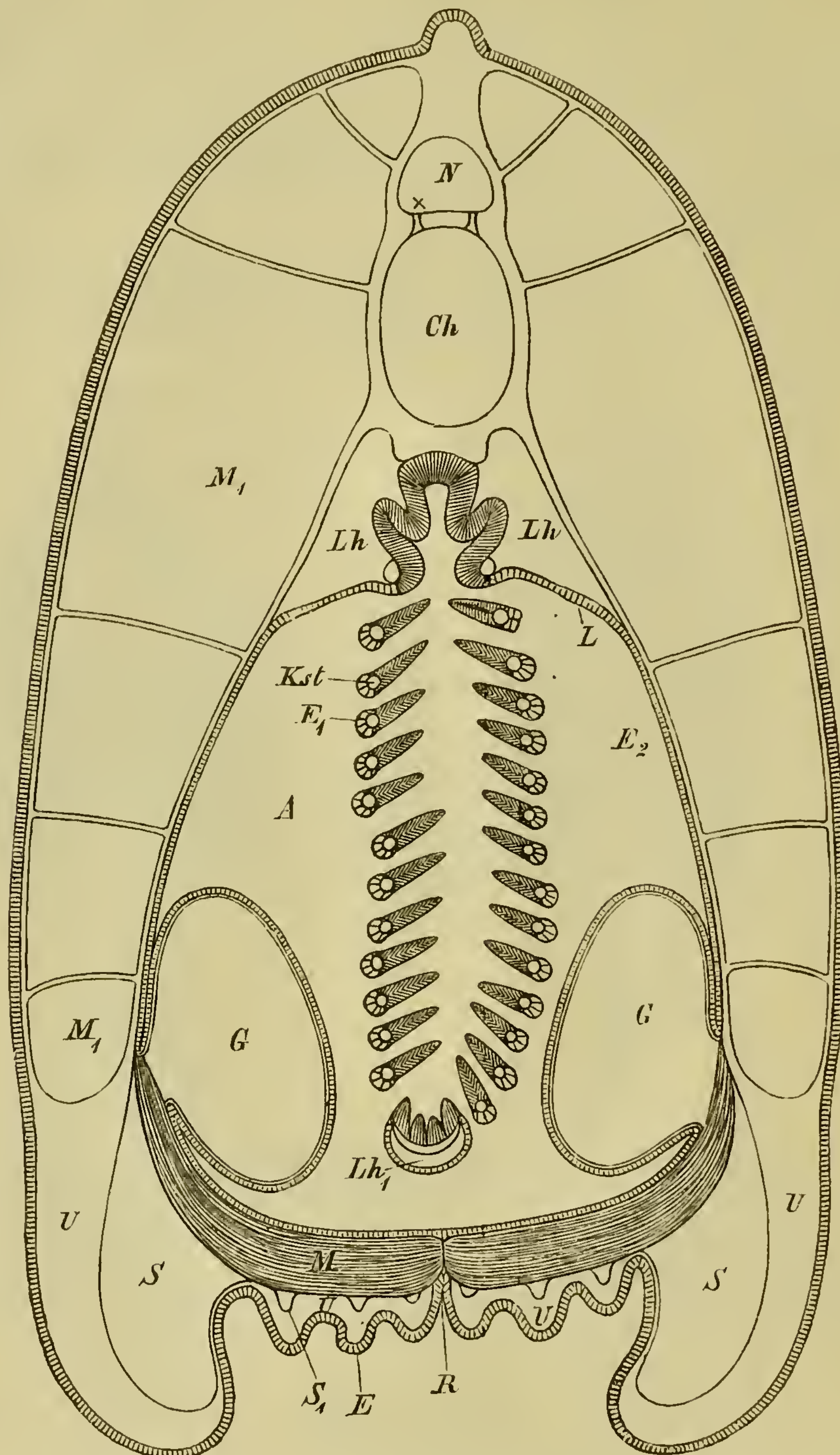


Fig. 206. **Querschnitt durch das Lanzetthierchen,** in der vorderen Hälfte (nach Rolph). Die äussere Umhüllung bildet die einfache Zellenschicht der Oberhaut (Epidermis *E*). Darunter liegt die dünne Lederhaut (Corium), deren Unterhautgewebe (*U*) verdickt ist; sie sendet bindegewebige Scheidewände nach innen zwischen die Muskeln (M_1) und zu der Chordascheide. *N* Markrohr. *Ch* Chorda. *Lh* Leibeshöhle. *A* Mantelhöhle. *L* Obere Wand derselben. E_1 Innere Wand derselben E_2 Aeussere Wand derselben. *Kst* Kiemenstäbchen. *M* Bauchmuskeln. *R* Raphe oder Verwachsungsnaht der Bauchfalten (Kiemendeckel). *G* Geschlechtsdrüsen.

sammte Wandung vom Hautsinnesblatte ausgekleidet; sie öffnet sich hinten durch das Mantelloch oder den Athem-Porus nach aussen (Fig. 201 *c*; Taf. XI, Fig. 15 *p*). Das Exoderm überzieht die Oberfläche der beiden grossen seitlichen Kiemendeckel, der klappenartigen seitlichen Fortsätze der Leibeswand, welche unten um die ursprüngliche Bauchseite herumwachsen und sich in deren Mittellinie vereinigen (in der Bauchnaht oder Raphe) (Fig. 206 *R*).

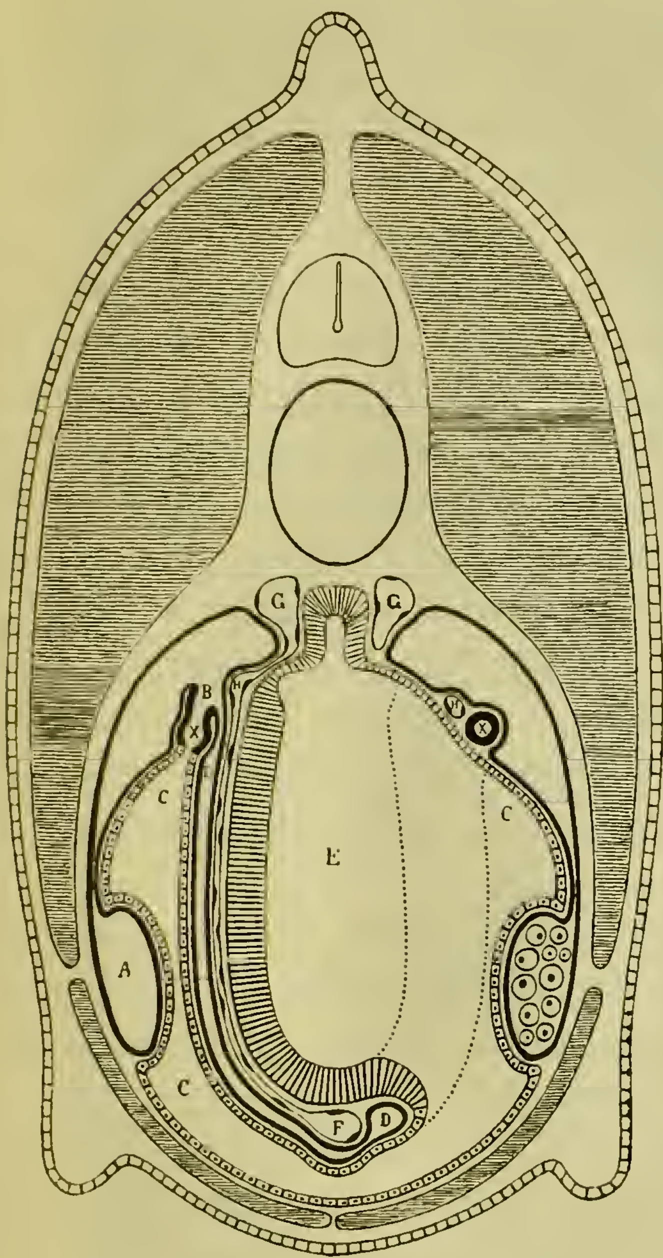


Fig. 207.

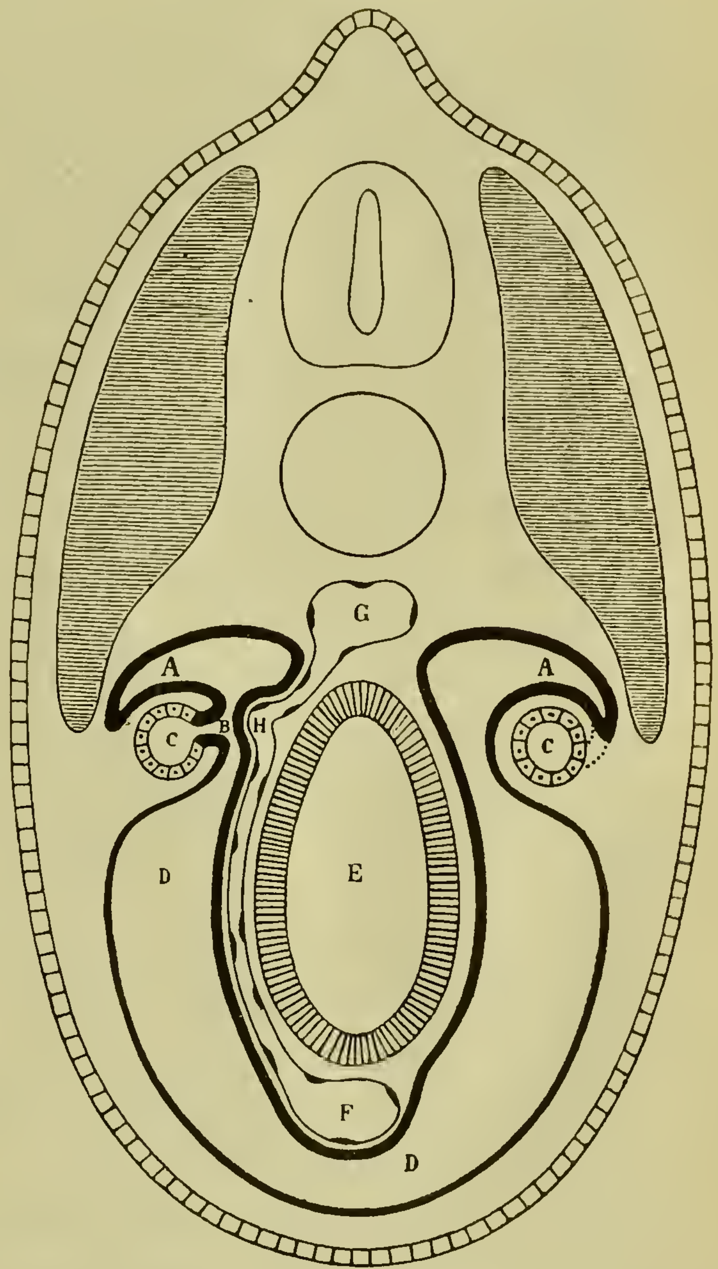


Fig. 208.

Fig. 207. **Querschnitt durch die Mitte des Amphioxus** (nach Boveri). Links ist ein Kiemenstäbchen der Länge nach getroffen, rechts eine Kiemenspalte; entsprechend ist links ein ganzes Vornieren-Canälchen sichtbar (*x*), rechts nur der Querschnitt seines vorderen Schenkels. *A* Genitalkammer (Ventral-Theil des Hypocoels). *x* Pronephridium. *B* seine Coelom-Oeffnung. *C* Mantelhöhle. *D* Leibeshöhle. *E* Darmhöhle. *F* Darmvene. *G* Aorta (der linke Ast durch ein Kiemengefäss mit der Darmvene verbunden). *H* Nierengefäss.

Fig. 208. **Querschnitt durch einen Urfisch-Keim** (Selachier-Embryo, nach Boveri), links Vorniere (*B*), rechts Urniere (*A*). Rechts deuten punktirte Linien die spätere Oeffnung der Urnieren-Canälchen (*A*) in den Vornierengang (*C*) an. *D* Leibeshöhle. *E* Darmhöhle. *F* Darmvene. *G* Aorta. *H* Nierengefäss.

An der inneren Fläche dieser seitlichen Mantellappen (M_1), in der ventralen Hälfte der Mantelhöhle, finden sich die Geschlechtsorgane des Amphioxus. Beiderseits des Kiemen-Darmes liegt eine Anzahl von 20—30 elliptischen oder rundlich-viereckigen Säckchen, welche mit blossem Auge von aussen leicht zu sehen sind, da sie durch die dünne, durchsichtige Leibeswand hindurchschimmern. Diese Säckchen sind die Geschlechtsdrüsen (*Gonades*); sie sind in beiden Geschlechtern von gleicher Grösse und Gestalt, nur ihrem Inhalte nach verschieden. Beim Weibchen enthalten sie Haufen von einfachen Eizellen (Taf. X, Fig. 13 *e*); beim Männchen Haufen von viel kleineren Zellen, welche sich in bewegliche Geisselzellen (Spermazellen) verwandeln. Beiderlei Säckchen liegen innen an der inneren Wand der Mantelhöhle und haben keine besonderen Ausführgänge. Wenn die Eier des Weibchens und die Samenmassen des Männchens reif sind, fallen sie in die Mantelhöhle, gerathen durch die Kiemenspalten in den Kopfdarm und werden durch die Mundöffnung entleert. Genauere Untersuchung lehrt, dass diese Geschlechtstaschen segmentale Blindsäcke der Leibeshöhle sind, ventrale Coelomtaschen; sie entstehen aus dem unteren Theile der Hyposomiten, während der obere Theil derselben zur Bildung des engen Metacoeloms zusammenfliesst (Fig. 206 *L h*). Letzteres bleibt mit ersteren durch eine mesodermale Epithel-Lamelle in Verbindung, welche zwischen dem inneren Exoderm der Mantellappen (E_2) und deren Muskelplatte liegt.

Oberhalb der Geschlechtsdrüsen, im dorsalen Winkel der Mantelhöhle, liegen die Nieren. Diese wichtigen Excretions-Organe sind wegen ihrer versteckten Lage und geringen Grösse beim Amphioxus lange vergeblich gesucht und erst 1890 von Theodor Boveri entdeckt worden (Fig. 207 *x*). Es sind kurze segmentale Canälchen, welche den *Pronephridien* oder „Vornieren-Canälchen“ der übrigen Wirbelthiere entsprechen (Fig. 208 *B*). Ihre innere Mündung (Fig. 207 *B*) geht in die mesodermale Leibeshöhle; ihre äussere Mündung in die exodermale Mantelhöhle (*C*). Die Vornieren-Canälchen liegen in der Mitte der Höhe (oder der dorsoventralen Axe) des Kopfes, nach aussen vom obersten Abschnitte der Kiemenbogen, und stehen in wichtigen Beziehungen zu den Kiemen-Gefässen (*H*). Dadurch, sowie durch die gesammte Lage und Anordnung, zeigen die segmentalen Pronephridien des Amphioxus deutlich, dass sie den Vornieren-Canälchen der Schädelthiere gleichbedeutend oder homolog sind (Fig. 208 *B*). Der Vornieren-

gang der letzteren (Fig. 208 *C*) entspricht der Mantelhöhle oder „Kiemenhöhle" des ersteren (Fig. 207 *C*).

Wenn Sie nun jetzt die Resultate unserer anatomischen Untersuchung des Amphioxus in ein Gesammtbild zusammenfassen, und wenn Sie dieses Bild mit der bekannten Organisation des Menschen vergleichen, so wird Ihnen der Abstand zwischen Beiden ungeheuer erscheinen. In der That erhebt sich die höchste Blüthe des Wirbelthier-Organismus, welche der Mensch darstellt, in jeder Beziehung so hoch über jene niederste Stufe, auf welcher das Lanzetthierchen stehen bleibt, dass Sie es zunächst kaum für möglich halten werden, beide Thierformen in einer und derselben Hauptabtheilung des Thierreiches zusammenzustellen. Und dennoch ist diese Zusammenstellung unerschütterlich begründet. Dennoch ist der Mensch nur eine weitere Ausbildungsstufe desselben Wirbelthier-Typus, der bereits im Amphioxus in seiner ganz charakteristischen Anlage unverkennbar vorliegt. Sie brauchen sich bloss an die früher gegebene Darstellung vom idealen Urbilde des Wirbelthieres zu erinnern und damit die verschiedenen niederen Ausbildungsstufen des menschlichen Embryo zu vergleichen, um sich von unserer nahen Verwandtschaft mit dem Lanzetthierchen zu überzeugen. (Vergl. den XI. Vortrag, S. 256.)

Freilich bleibt der Amphioxus tief unter allen übrigen noch jetzt lebenden Wirbelthieren stehen. Freilich fehlt ihm mit dem gesonderten Kopfe das entwickelte Gehirn und der Schädel, der alle anderen Wirbelthiere auszeichnet. Es fehlt ihm das Gehörorgan und das centralisirte Herz, das alle anderen besitzen; ebenso fehlen ihm ausgebildete Nieren. Jedes einzelne Organ erscheint in einfacherer und unvollkommnerer Form als bei allen Anderen. Und dennoch ist die charakteristische Anlage, Verbindung und Lagerung sämmtlicher Organe ganz dieselbe, wie bei allen übrigen Wirbelthieren. Dennoch durchlaufen diese alle während ihrer embryonalen Entwickelung frühzeitig ein Bildungsstadium, in welchem ihre gesammte Organisation sich nicht über diejenige des Amphioxus erhebt, vielmehr wesentlich mit ihr übereinstimmt. (Vergl. die XV.—XVII. Tabelle, S. 412—414.)

Um sich recht klar von diesem bedeutungsvollen Verhältniss zu überzeugen, ist besonders lehrreich die Vergleichung des Amphioxus mit den jugendlichen Entwickelungsformen derjenigen Wirbelthiere, welche ihm im natürlichen Systeme dieses Stammes am nächsten stehen. Das ist die Klasse der Rundmäuler oder Cyclostomen. Heutzutage leben von dieser merkwürdigen, früher

umfangreichen Thierklasse nur noch sehr wenige Arten, die sich auf zwei verschiedene Gruppen vertheilen. Die eine Gruppe bilden die Inger oder Myxinoiden, welche uns durch JOHANNES MÜLLER's classisches Werk, die „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden“, genau bekannt geworden sind. Die andere Gruppe bilden die Petromyzonten, die allbekannten Lampreten, Pricken oder Neunaugen, die wir in marinirtem Zustande als Leckerbissen verzehren. Alle diese Rundmäuler werden gewöhnlich zur Klasse der Fische gerechnet. Sie stehen aber tief unter den wahren Fischen und bilden eine höchst interessante Verbindungsgruppe zwischen diesen und dem Lanzetthierchen. Wie nahe sie dem letzteren stehen, werden Sie klar erkennen, wenn sie eine jugendliche Pricke (*Petromyzon*, Taf. XI, Fig. 16) mit dem Amphioxus (Fig. 15) vergleichen. Die Chorda (*ch*) ist in Beiden von derselben einfachen Gestalt, ebenso das Markrohr (*m*), welches über der Chorda, und das Darmrohr (*d*), welches unter der Chorda liegt. Jedoch schwillt das Markrohr bei der Pricke vorn bald zu einer einfachen, birnförmigen Gehirnblase an (m_1), und beiderseits derselben erscheint ein einfachstes Auge (*au*) und ein einfaches Gehörbläschen (*g*). Die Nase (*n*) ist eine unpaare Grube, wie beim Amphioxus. Auch die beiden Darmabschnitte, der vordere Kiemendarm (*k*) und der hintere Leberdarm (*d*), verhalten sich bei Petromyzon noch ganz ähnlich und sehr einfach. Hingegen zeigt sich ein wesentlicher Fortschritt in der Organisation des Herzens, welches hier unterhalb der Kiemen als ein centralisirter Muskelschlauch auftritt und in eine Vorkammer (*hv*) und Hauptkammer (*hk*) zerfällt. Späterhin entwickelt sich die Pricke bedeutend höher, bekommt einen Schädel, fünf Hirnblasen, eine Reihe selbstständiger Kiemenbeutel u. s. w. Um so interessanter ist aber die auffallende Uebereinstimmung, welche ihre jugendliche „Larve“ mit dem entwickelten Amphioxus zeigt[116]).

Während so der Amphioxus durch die Cyclostomen unmittelbar an die Fische und dadurch an die Reihe der höheren Wirbelthiere sich anschliesst, besitzt er auf der anderen Seite die nächste Verwandtschaft mit einem niederen wirbellosen Seethiere, von dem er auf den ersten Blick himmelweit verschieden zu sein scheint. Dieses merkwürdige Thier ist die Seescheide oder Ascidie, welche man früher als nächste Verwandte der Muscheln betrachtete und desshalb in den Stamm der Weichthiere stellte. Nachdem wir aber im Jahre 1866 die merkwürdige Keimesgeschichte dieser Thiere kennen gelernt haben, unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass sie gar nichts

mit den Weichthieren zu thun haben. Hingegen haben sie sich durch ihre gesammte individuelle Entwickelungsweise zur grössten Ueberraschung der Zoologen als die nächsten Verwandten der Wirbelthiere enthüllt. Die Ascidien sind im ausgebildeten Zustande unförmliche Klumpen, die man auf den ersten Anblick sicher überhaupt nicht für Thiere halten wird. Der länglich-runde, oft höckerige oder unregelmässig knollige Körper, an dem gar keine besonderen äusseren Theile zu unterscheiden sind, ist am einen Ende auf Seepflanzen, auf Steinen oder auf dem Meeresboden festgewachsen. Manche Arten sehen wie eine Kartoffelknolle aus, andere wie ein Melonencactus, andere wie eine eingetrocknete Pflaume. Viele Ascidien bilden krustenartige, höchst unscheinbare Ueberzüge auf Steinen und Seepflanzen. Einige grössere Arten werden wie Austern gegessen. Die Fischer, welche sie genau kennen, halten sie nicht für Thiere, sondern für Seegewächse. So werden sie denn auch auf den Fischmärkten vieler italienischer Seestädte zusammen mit anderen niederen Seethieren unter dem Namen „Meeres-Obst" (*Frutti di mare*) feil geboten. Es ist eben gar Nichts vorhanden, was äusserlich auf ein Thier hindeutet. Wenn man sie mit dem Schleppnetz aus dem Meere heraufholt, bemerkt man höchstens eine schwache Zusammenziehung des Körpers, welche ein Ausspritzen von Wasser an ein paar Stellen zur Folge hat. Die meisten Ascidien sind sehr klein, nur ein Paar Linien oder höchstens einige Zoll lang. Wenige Arten erreichen einen Fuss Länge oder etwas darüber. Es giebt zahlreiche Arten von Ascidien, und in allen Meeren sind dergleichen anzutreffen. Auch von dieser ganzen Thierklasse kennen wir, wie von den Acraniern, keine versteinerten Ueberreste, weil sie keine harten versteinerungsfähigen Theile besitzen. Auch diese Thiere sind jedenfalls sehr hohen Alters, und existirten sicher bereits während des primordialen Zeitalters.

Den Namen Mantelthiere trägt die ganze Klasse, zu der die Ascidien gehören, desshalb, weil der Körper von einer dichten und festen Hülle, wie von einem Mantel, umschlossen ist. Dieser Mantel, der bald gallertartig weich, bald lederartig zäh, bald knorpelartig fest erscheint, ist durch viele Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet. Wohl das Merkwürdigste ist, dass er aus einer holzartigen Masse, aus Cellulose, besteht, aus demselben „Pflanzenzellstoff", welcher die festen Hüllen der Pflanzenzellen, die Substanz des Holzes, bildet. Die Tunicaten sind die einzige Thierklasse, welche in Wahrheit ein Cellulose-Kleid, eine holzartige Umhüllung, besitzen. Bisweilen ist der Cellulose-Mantel bunt gefärbt, anderemal farblos. Nicht selten

ist er mit Stacheln oder Haaren, ähnlich einem Cactus, besetzt. Oft sind eine Masse fremde Körper: Steine, Sand, Bruchstücke von Muschelschalen u. s. w. in den Mantel eingewebt. Eine Ascidie führt davon den Namen „Mikrokosmos“ [117]).

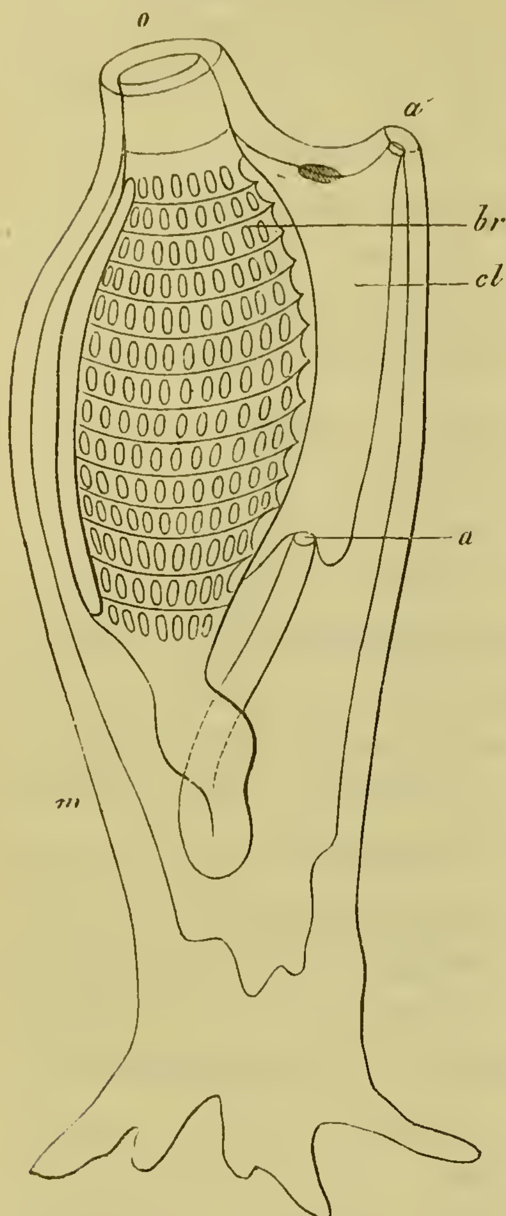


Fig. 209. **Organisation einer Ascidie** (Ansicht von der linken Seite, wie auf Taf. XI, Fig. 14); die Rückenseite ist nach rechts, die Bauchseite nach links gekehrt, die Mundöffnung (*o*) nach oben; am entgegengesetzten Schwanzende ist die Ascidie unten festgewachsen. Der Kiemendarm (*br*), der von vielen Spalten durchbrochen ist, setzt sich unten in den Magendarm fort. Der Enddarm öffnet sich durch den After (*a*) in die Mantelhöhle (*cl*), aus der die Excremente mit dem Athemwasser durch das Mantelloch oder die Cloakenmündung (*a'*) entfernt werden. *m* Mantel. Nach GEGENBAUR.

Um die innere Organisation der Ascidie richtig zu würdigen und die Vergleichung mit dem Amphioxus durchführen zu können, müssen wir sie uns in derselben Lage wie in den letzteren vorstellen (Taf. XI, Fig. 14, von der linken Seite; das Mundende ist nach oben, der Rücken nach rechts, der Bauch nach links gerichtet). Das hintere Ende, das dem Schwanze des Amphioxus entspricht, ist gewöhnlich festgewachsen, oft mittelst förmlicher Wurzeln. Bauchseite und Rückenseite sind innerlich sehr verschieden, äusserlich aber oft nicht zu unterscheiden. Wenn wir nun den dicken Mantel öffnen, um uns die innere Organisation zu betrachten, so finden wir zunächst eine sehr geräumige, mit Wasser erfüllte Höhle: die Mantelhöhle oder Athemhöhle (Fig. 209 *cl*; Taf. XI, Fig. 14 *cl*). Sie wird auch Kiemenhöhle oder Cloaken-Höhle genannt, weil sie ausser dem Athemwasser noch die Excremente und die Geschlechtsproducte aufnimmt. Den grössten Theil der Athemhöhle füllt der ansehnliche, gegitterte Kiemensack aus (*br*). Derselbe ist nach seiner ganzen Lage und Zusammensetzung dem Kiemenkorbe des Amphioxus so ähnlich, dass schon vor vielen Jahren, ehe man etwas von der wahren Verwandtschaft beider Thiere wusste, diese auffallende Aehnlichkeit vom englischen Naturforscher GOODSIR hervorgehoben wurde. In der That führt uus auch bei der Ascidie

die Mundöffnung (*o*) zunächst in diesen Kiemensack hinein. Das Athemwasser tritt durch die Spalten des gegitterten Kiemensackes in die Kiemenhöhle und wird aus dieser durch das Athemloch oder die Auswurfs-Oeffnung entfernt (a_1). Längs der Bauchseite des Kiemensackes verläuft eine flimmernde Rinne, dieselbe „Hypobranchial-Rinne“, die wir vorher auch beim Amphioxus an der gleichen Stelle gefunden haben (Taf. XI, Fig. 14 *y*, 15 *y*). Die Nahrung der Ascidie besteht ebenfalls aus kleinen Organismen: Infusorien, Diatomeen, Bestandtheilen von zersetzten Seepflanzen und Seethieren u. s. w. Diese gelangen mit dem Athmungswasser in den Kiemenkorb, und am Ende desselben in den verdauenden Theil des Darmcanals, zunächst in eine den Magen darstellende Erweiterung (Fig. 14 *mg*). Der sich daran schliessende Dünndarm macht gewöhnlich eine Schlinge, biegt sich nach vorn und öffnet sich durch eine Afteröffnung (Fig. 209 *a*) nicht direct nach aussen, sondern erst in die Mantelhöhle; aus dieser werden die Excremente mit dem geathmeten Wasser und mit den Geschlechtsproducten durch die gemeinsame Auswurfsöffnung entfernt (a_1). Die letztere wird bald als Kiemenloch oder Athemloch (*Porus branchialis*), bald als Egestionsöffnung oder Cloakenmündung bezeichnet (Taf. XI, Fig. 14 *q*). Bei vielen Ascidien mündet in den Darm eine drüsige Masse, welche die Leber darstellt (Fig. 14 *lb*). Bei einigen findet sich neben der Leber noch eine andere Drüse, welche man für die Niere hält (Fig. 14 *u*). Die eigentliche Leibeshöhle, oder das Coelom, welche mit Blut erfüllt ist und den Leberdarm umschliesst, ist bei der Ascidie sehr eng, wie beim Amphioxus, und ist auch hier gewöhnlich mit der weiten, wassererfüllten Mantelhöhle oder „Peribranchial-Höhle“ verwechselt worden.

Von einer Chorda dorsalis, einem inneren Axen-Skelet, ist bei der ausgebildeten Ascidie keine Spur vorhanden. Um so interessanter ist es, dass das junge Thier, welches aus dem Ei ausschlüpft, eine Chorda besitzt (Taf. X, Fig. 5 *ch*), und dass über dieser ein rudimentäres Markrohr liegt (Fig. 5 *m*). Das letztere ist bei der ausgebildeten Ascidie ganz zusammengeschrumpft und stellt einen kleinen Nervenknoten dar, welcher vorn oben über dem Kiemenkorbe liegt (Fig. 14 *m*). Er entspricht dem sogenannten „oberen Schlundknoten“ oder dem „Urhirn“ anderer Würmer. Besondere Sinnesorgane fehlen entweder ganz oder sind nur in höchst einfacher Form vorhanden, als einfache Augenflecke und Tastwarzen oder Tentakeln, welche die Mundöffnung umgeben (Fig. 14 *au* Augen). Das Muskelsystem ist sehr schwach und unregelmässig

entwickelt. Unmittelbar unter der dünnen Lederhaut und mit ihr innig verbunden findet sich ein dünner Hautmuskelschlauch, wie bei niederen Würmern. Hingegen besitzt die Ascidie ein centralisirtes Herz, und sie erscheint in diesem Punkte höher organisirt als der Amphioxus. Auf der Bauchseite des Darmes, ziemlich weit hinter dem Kiemenkorbe, liegt ein spindelförmiges Herz (Fig. 14 *hz*). Dasselbe besitzt bleibend dieselbe einfache Schlauchform, welche die erste Anlage des Herzens bei den Wirbelthieren vorübergehend darstellt (vergl. das Herz des menschlichen Embryo, Fig. 195 *c*, S. 377). Dieses einfache Herz der Ascidie zeigt uns aber eine wunderbare Eigenthümlichkeit. Es zieht sich nämlich in wechselnder Richtung zusammen. Während sonst bei allen Thieren die Pulsation des Herzens beständig in einer bestimmten Richtung geschieht (und zwar meistens in der Richtung von hinten nach vorn), wechselt dieselbe bei der Ascidie in entgegengesetzter Richtung ab. Erst zieht sich das Herz in der Richtung von hinten nach vorn zusammen, steht dann nach einer Minute still, und beginnt die entgegengesetzte Pulsation, indem es jetzt das Blut von vorn nach hinten austreibt; die beiden grossen Gefässe, welche von den beiden Enden des Herzens ausgehen, sind also abwechselnd als Arterie und als Vene thätig. Das ist eine Eigenthümlichkeit, welche bloss den Tunicaten zukommt.

Von den übrigen wichtigen Organen sind noch die Geschlechts-Drüsen zu erwähnen, welche ganz hinten in der Leibeshöhle liegen. Die Ascidien sind sämmtlich Zwitter. Jedes Individuum besitzt eine männliche und eine weibliche Drüse, und ist also im Stande, sich selbst zu befruchten. Die reifen Eier (Fig. 210 *o'*) fallen direct aus dem Eierstock (*o*) in die Mantelhöhle. Das männliche Sperma hingegen wird aus dem Hoden (*t*) durch einen besonderen Samenleiter (*vd*) in dieselbe Höhle übergeführt. Hier geschieht die Befruchtung, und hier findet man bei vielen Ascidien schon entwickelte Embryonen (Taf. XI, Fig. 14 *z*). Letztere werden dann mit dem Athemwasser durch die Cloakenmündung (*q*) entleert, also „lebendig“ geboren.

Viele Ascidien, namentlich von den kleineren Arten, vermehren sich nicht nur durch geschlechtliche Fortpflanzung, sondern auch auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospenbildung. Indem zahlreiche solche durch Knospung entstandene Einzelthiere oder Personen zeitlebens in enger Verbindung vereinigt bleiben, bilden sie umfangreiche Stöcke oder Cormen, ähnlich den bekannten Korallenstöcken. Unter diesen stockbildenden oder zusammengesetzten

Ascidien sind besonders diejenigen Gattungen interessant, bei denen der Stock aus vielen sternförmigen Personen-Gruppen zierlich zusammengesetzt erscheint. Jede sternförmige Gruppe besteht aus einer geringeren oder grösseren Anzahl von Personen, von denen zwar jede einzelne ihre selbstständige Organisation und eine besondere Mundöffnung besitzt. Alle Personen zusammen haben aber nur eine einzige gemeinsame Cloakenöffnung, welche sich im Mittelpunkte der sternförmigen Gruppe befindet.

Wenn Sie jetzt nochmals auf die gesammte Organisation der einfachen Ascidien (namentlich *Phallusia*, *Cynthia* etc.) einen Rückblick werfen

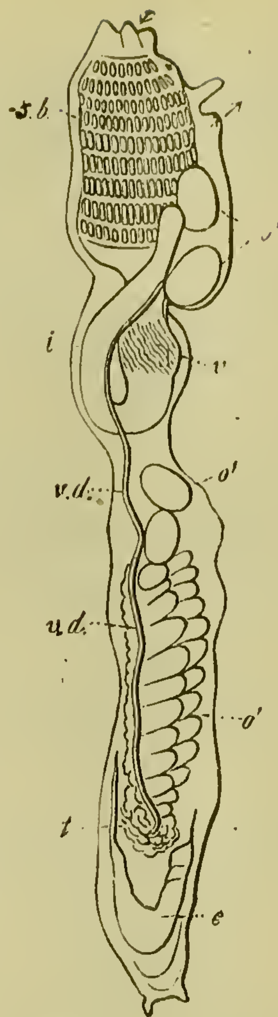


Fig. 210. **Organisation einer Ascidie** (wie Fig. 209 und wie Fig. 14, Taf. XI, von der linken Seite betrachtet). *sb* Kiemensack. *v* Magen. *i* Dünndarm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Samenleiter. *o* Eierstock. *o'* Reife Eier in der Kiemenhöhle. Die beiden kleinen Pfeile deuten den Eintritt und Austritt des Wassers durch die beiden Oeffnungen des Mantels an. Nach Milne-Edwards.

und sie mit derjenigen des Amphioxus vergleichen, so werden Sie finden, dass Beide nur wenige Berührungspunkte darbieten. Allerdings ist die entwickelte Ascidie in einigen sehr wichtigen Beziehungen ihres inneren Baues, und vor allen in der eigenthümlichen Beschaffenheit des Kiemenkorbes und Darmes, dem Amphioxus ähnlich. Aber in den meisten übrigen Organisations-Verhältnissen erscheint sie doch so weit entfernt und in der äusseren Erscheinung ihm so unähnlich, dass erst durch die Erkenntniss ihrer Keimesgeschichte die ganz nahe Verwandtschaft beider Thierformen offenbar werden konnte. Wir werden nun zunächst die individuelle Entwickelung der beiden Thiere vergleichend betrachten, und dabei zu unserer grossen Ueberraschung finden, dass aus dem Ei des Amphioxus dieselbe embryonale Thierform sich entwickelt, wie aus dem Ei der Ascidie.

Fünfzehnte Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Homologien zwischen dem Embryo des Menschen, dem Embryo der Ascidie und dem entwickelten Amphioxus einerseits, gegenüber dem entwickelten Menschen anderseits.

Embryo der Ascidie.	Entwickelter Amphioxus	Embryo des Menschen.	Entwickelter Mensch.
Nackte Oberhaut. (Einfache Zellenschicht).	Nackte Oberhaut. (Einfache Zellenschicht).	Nackte Oberhaut. (Einfache Zellenschicht).	Behaarte Oberhaut. (Vielfache Zellenschicht).
Einfaches Markrohr, Hirn einkammerig.	Einfaches Markrohr, Hirn einkammerig.	Einfaches Markrohr, Hirn einkammerig.	Gesondertes Rückenmark, Gehirn fünfkammerig.
Vorniere (?)	Vornieren-Canäle.	Vornieren-Canäle.	Vorniere rückgebildet.
Mantelhöhle.	Mantelhöhle.	Vornierengang.	Geschlechts-Canäle.
Einfache dünne Lederhaut.	Einfache dünne Lederhaut.	Einfache dünne Lederhaut.	Differenzirte dicke Lederhaut.
Einfacher Hautmuskelschlauch.	Segmentale Muskelplatten.	Segmentale Muskelplatten.	Differenzirte Rumpfmusculatur.
Chorda.	Chorda.	Chorda.	Wirbelsäule.
Kein Schädel.	Kein Schädel.	Kein Schädel.	Knochenschädel.
Keine Gliedmaassen.	Keine Gliedmaassen.	Keine Gliedmaassen.	Zwei Paar Gliedmaassen.
Einfache Leibeshöhle (Coelom).	Segmentale Leibeshöhle (Coelom).	Segmentale Leibeshöhle (Coelom).	Getrennte Brusthöhle und Bauchhöhle.
Einkammeriges Ventral-Herz.	Einfaches Ventrales Herzrohr.	Einkammeriges Ventral-Herz.	Vierkammeriges Ventral-Herz.
Rückengefäss.	Aorta.	Aorta.	Aorta.
Einfacher Leberschlauch.	Einfacher Leberschlauch.	Einfache Leberschläuche.	Differenzirte compacte Leber.
Einfacher Kopfdarm mit Kiemenspalten.	Einfacher Kopfdarm mit Kiemenspalten.	Einfacher Kopfdarm mit Kiemenspalten.	Differenzirter Kopfdarm ohne Kiemenspalten.

Sechzehnte Tabelle.

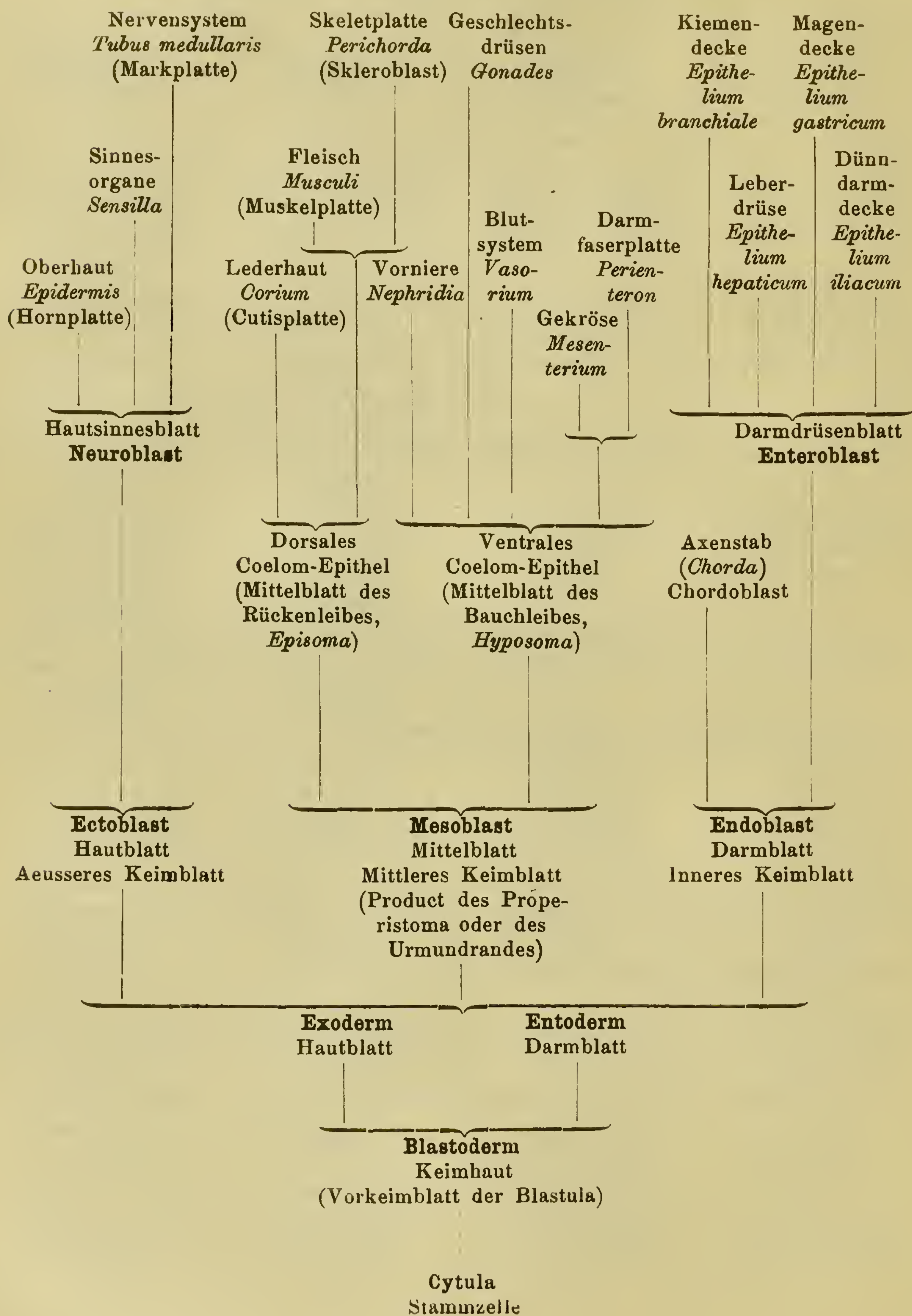
Uebersicht über die Form-Verwandtschaft der Ascidie und des Amphioxus einerseits, des Fisches und des Menschen anderseits, im vollkommen entwickelten Zustande.

Entwickelte Ascidie.	Entwickelter Amphioxus.	Entwickelter Fisch.	Entwickelter Mensch.
Kopf und Rumpf ungegliedert.	Kopf und Rumpf gleichartig gegliedert.	Kopf und Rumpf verschieden gegliedert	Kopf und Rumpf verschieden gegliedert.
Keine Gliedmaassen.	Keine Gliedmaassen.	Zwei Paar Gliedmaassen.	Zwei Paar Gliedmaassen.
Kein Schädel.	Kein Schädel.	Entwickelter Schädel	Entwickelter Schädel.
Kein Zungenbein.	Kein Zungenbein.	Zungenbein.	Zungenbein.
Kein Kiefer-Apparat.	Kein Kiefer-Apparat.	Kiefer-Apparat (Ober- und Unterkiefer).	Kiefer-Apparat (Ober- und Unterkiefer).
Keine Wirbelsäule.	Keine Wirbelsäule.	Gegliederte Wirbelsäule.	Gegliederte Wirbelsäule.
Kein Rippenkorb.	Kein Rippenkorb.	Rippenkorb.	Rippenkorb.
Kein differenzirtes Gehirn.	Kein differenzirtes Gehirn.	Differenzirtes Gehirn mit vier Kammern.	Differenzirtes Gehirn mit vier Kammern.
Augen-Rudimente.	Augen-Rudimente.	Entwickelte Augen.	Entwickelte Augen.
Kein Gehörorgan.	Kein Gehörorgan.	Gehörorgan mit drei Ringcanälen.	Gehörorgan mit drei Ringcanälen.
Kein sympathischer Nerv.	Kein sympathischer Nerv.	Sympathischer Nerv.	Sympathischer Nerv.
Darm-Epithel flimmernd.	Darm-Epithel flimmernd.	Darm-Epithel nicht flimmernd.	Darm-Epithel nicht flimmernd.
Einfache Leber (oder gar keine).	Einfache Leber (Blinddarm).	Zusammengesetzte Leberdrüse.	Zusammengesetzte Leberdrüse.
Keine Bauchspeicheldrüse.	Keine Bauchspeicheldrüse.	Bauchspeicheldrüse entwickelt.	Bauchspeicheldrüse entwickelt.
Keine Schwimmblase.	Keine Schwimmblase.	Schwimmblase (Lungen-Anlage).	Lunge (Schwimmblase).
Einfache Vornieren (Protonephra?).	Vornierencanälchen (Pronephridia).	Urnieren entwickelt (Mesonephra).	Nachnieren entwickelt (Metanephra).
Einfacher Herzschlauch.	Einfaches Herzrohr (Bauchgefäss).	Herz mit Klappen und Kammern.	Herz mit Klappen und Kammern.
Blut farblos.	Blut farblos.	Blut roth.	Blut roth.
Keine Milz.	Keine Milz.	Milz vorhanden.	Milz vorhanden.
Flimmerrinne am Kiemenkorbe.	Flimmerrinne am Kiemenkorbe.	Schilddrüse (Thyreoidea).	Schilddrüse (Thyreoidea).

Siebenzehnte Tabelle.

Uebersicht über die Abstammung der Keimblätter des Amphioxus von der Stammzelle, und der Hauptorgane von den Keimblättern.

(Ontogenetischer Zellenstammbaum des Amphioxus.)[125]



Erklärung von Tafel X und XI.

Taf. X. Keimesgeschichte der Ascidie und des Amphioxus.

(Grösstentheils nach Kowalevsky.)

Fig. 1—6. Keimesgeschichte der Ascidie.

Fig. 1. **Stammzelle (Cytula) einer Ascidie.** In dem hellen Protoplasma der Stammzelle liegt excentrisch ein heller kugeliger Kern und darin ein dunkleres Kernkörperchen.

Fig. 2. **Ein Ascidien-Ei in der Furchung.** Die Stammzelle ist durch wiederholte Zweitheilung in vier gleiche Zellen zerfallen.

Fig. 3. **Keimblase der Ascidie** (*Blastula*). Die aus der Eifurchung entstandenen Zellen bilden eine kugelige, mit Flüssigkeit gefüllte Blase, deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht besteht, dem Blastoderm. (Vergl. Fig. 29, *F*, *G*, S. 158).

Fig. 4. **Gastrula der Ascidie**, aus der Keimblase (Fig. 3) durch Einstülpung entstanden. Die Wand des Urdarms (*d*), der sich bei *o* durch den Urmund öffnet, besteht aus zwei Zellenschichten: dem inneren Darmblatte (aus grösseren) und dem äusseren Hautblatte (aus kleineren Zellen gebildet).

Fig. 5. **Freischwimmende Larve der Ascidie.** Zwischen Markrohr (*m*) und Darmrohr (*d*) schiebt sich die Chorda (*ch*) ein, welche durch den ganzen langen Ruderschwanz bis zur Spitze geht.

Fig. 6. **Querschnitt durch die Larve der Ascidie** (Fig. 5), durch den hinteren Theil des Rumpfes, vor dem Abgang des Schwanzes. Der Querschnitt ist ganz derselbe wie bei der Amphioxus-Larve (Fig. 11, 12). Zwischen Markrohr (*m*) und Darmrohr (*d*) liegt die Chorda (*ch*), beiderseits die lateralen Rumpfmuskeln (*r*, Producte der paarigen Coelomtaschen). Vergl. Fig. 76—81, S. 229—232.

Fig. 7—13. Keimesgeschichte des Amphioxus.

Fig. 7. **Stammzelle (Cytula) des Amphioxus** (vergl. Fig. 1).

Fig. 8. **Ein Amphioxus-Ei in der Furchung** (vergl. Fig. 2).

Fig. 9. **Keimblase des Amphioxus** (*Blastula*, vergl. Fig. 3).

Fig. 10. **Gastrula des Amphioxus** (vergl. Fig. 4).

Fig. 11. **Junge Larve des Amphioxus.** Zwischen Markrohr (*m*) und Darmrohr (*d*) liegt die Chorda (*ch*). Das Markrohr besitzt am vorderen Körperende eine Oeffnung (Neuroporus, *ma*).

Fig. 12. **Aeltere Larve des Amphioxus.** Beiderseits des Markrohres (*m*) und der Chorda (*ch*) ist eine Längsreihe von Muskelplatten (*mp*) sichtbar, durch Gliederung der paarigen Coelomtaschen entstanden; dadurch werden die Ursegmente oder Metameren bezeichnet. Vorn ist ein Sinnesorgan entstanden (*ss*). Die Wand des Darmrohres (*d*) ist unten auf der Bauchseite (*du*) viel dicker als oben auf der Rückenseite (*do*). Die vordere Abtheilung des Darmcanals erweitert sich zum Kiemenkorb.

Fig. 13. **Querschnitt durch den entwickelten Amphioxus** (Fig. 15), etwas hinter der Körpermitte. Ueber dem Darmrohr (*d*) ist das Rückengefäss oder die Körperarterie (Aorta, *t*), unter demselben das Bauchgefäss oder die Darmvene sichtbar (Vena principalis oder subintestinalis, *v*). An der Innenwand der Mantelhöhle oder Peribranchialhöhle (*c*) liegen die Eierstöcke (*e*), nach aussen davon die Seitencanäle der Mantelklappen oder Kiemendeckel (*u*). Die Rückenmuskeln (*r*) sind durch Zwischenmuskelbänder (*mb*) in mehrere Stücke zerlegt. *f* Rückenflosse.

Taf. XI. Körperbau der Ascidie, des Amphioxus und der Larve von Petromyzon.

Zur Vergleichung sind alle drei Thiere in derselben Lage und in derselben Grösse nebeneinander gestellt; Ansicht von der linken Seite. Das Kopfende ist nach oben, das Schwanzende nach unten gekehrt; die Rückenseite nach rechts, die Bauchseite nach links. Die Hautbedeckung ist auf der linken Seite des Körpers weggenommen, um die innere Organisation in der natürlichen Lage der Organe zu zeigen.

Fig. 14. **Eine einfache Ascidie** (*Monascidia*), 6mal vergrössert.

Fig. 15. **Ein entwickelter Amphioxus** (4mal vergrössert).

Der deutlicheren Anschauung halber ist der Amphioxus in Fig. 15 um das Doppelte zu breit gezeichnet. In Wirklichkeit beträgt seine Breite bei der hier genommenen Länge nur die Hälfte.

Fig. 16. **Eine junge Prickenlarve** (*Petromyzon Planeri*), elf Tage nach dem Auskriechen aus dem Ei, 45mal vergrössert. (Nach Max Schultze.) Die Larve des Petromyzon, welche später eine besondere Verwandlung besteht, ist früher als besondere Gattung unter dem Namen *Ammocoetes* unterschieden.

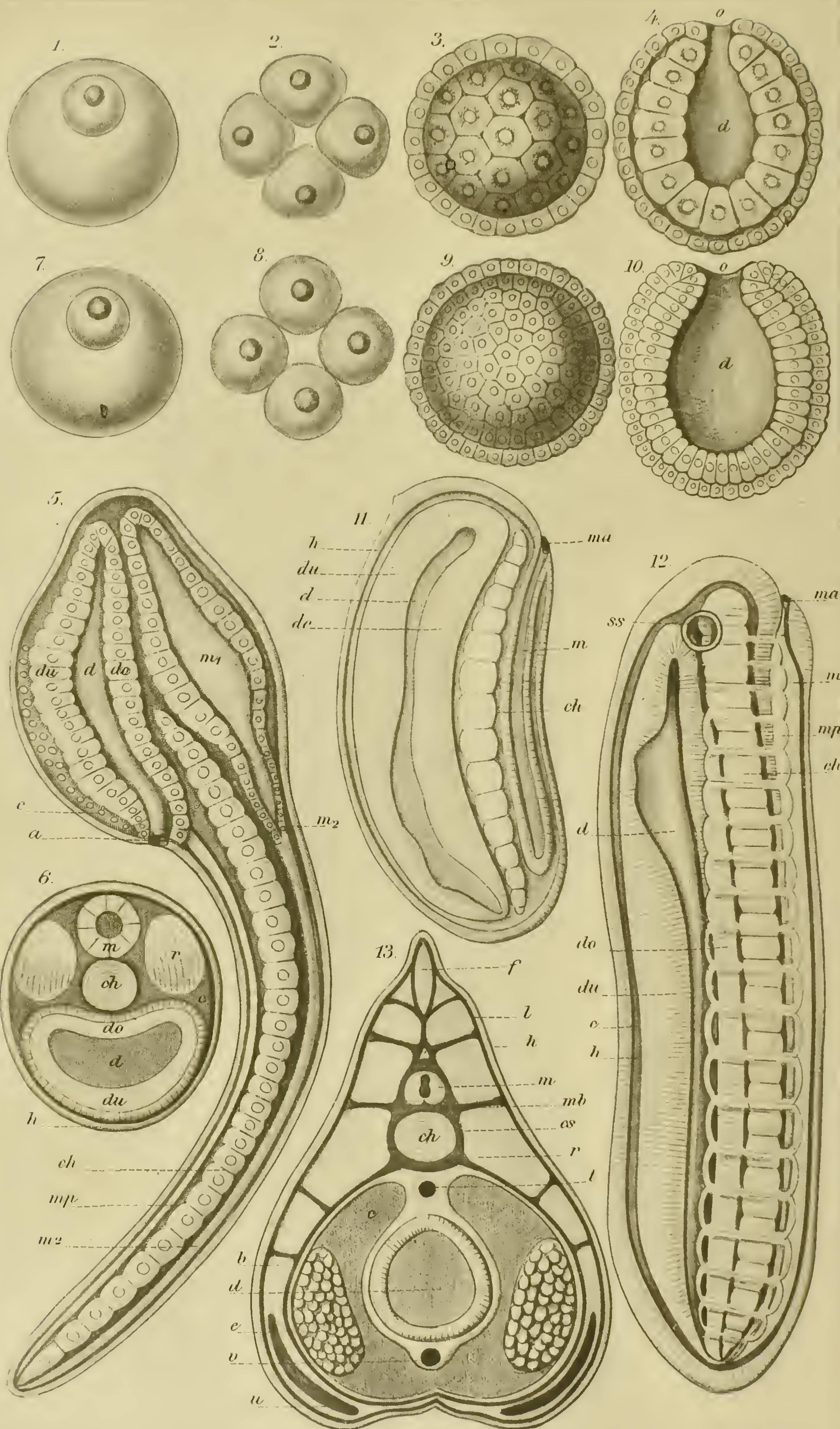
Die Bedeutung der Buchstaben ist in allen Figuren dieselbe.

Alphabetisches Verzeichniss

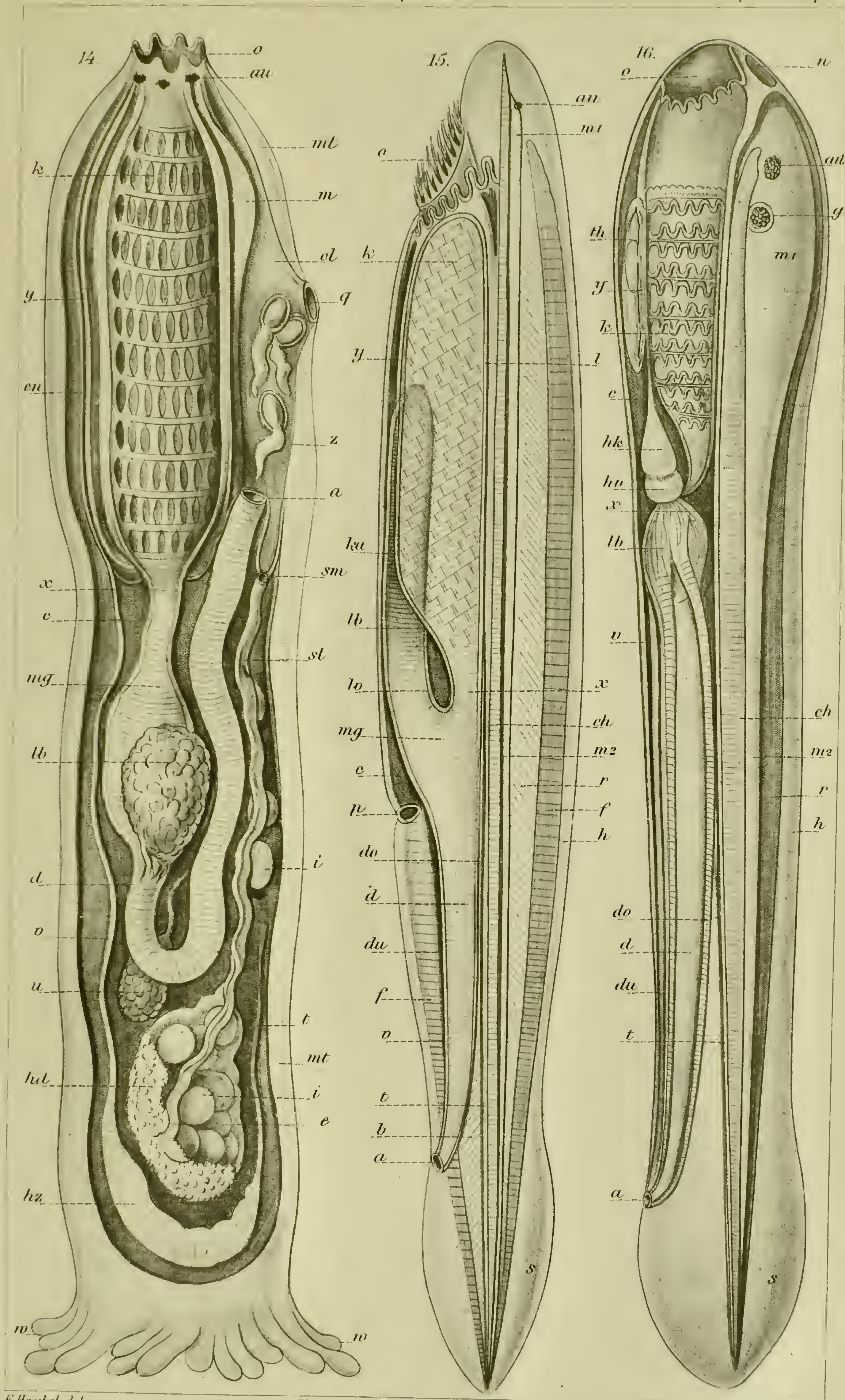
über die Bedeutung der Buchstaben auf Tafel X und XI.

a Afteröffnung.
au Auge.
b Bauchmuskeln.
c Mantelhöhle (Kiemenhöhle.)
ch Chorda (Axenstab).
cl Cloakenhöhle.
cs Chordascheide.
d Darmrohr.
do Rückenwand des Darmes.
du Bauchwand des Darmes.
e Eierstock.
en Endostyl (Wand der Schlundrinne).
f Flossensaum.
g Gehörbläschen.
h Hornplatte.
hd Hoden.
hk Herzkammer.
hv Herzvorkammer.
hz Herz.
i Eier.
k Kiemen.
ka Kiemenarterie.
l Lederplatte (Cutis).
lb Leber.
lb' Vorderes Ende derselben.
lv Lebervene.
m Markrohr.
m_1 Hirnblase.
m_2 Rückenmark.
ma Vordere Oeffnung des Markrohres.
mb Muskelbänder.
mg Magen.
mh Mundhöhle.
mp Muskelplatte.
mt Mantel.
n Nase (Geruchsgrube).
o Mundöffnung.
p Bauch-Porus (Mantelloch).
q Auswurfs-Oeffnung (Cloakenöffnung).
r Rückenmuskeln.
s Schwanzflosse.
sl Samenleiter.
sm Mündung des Samenleiters.
ss Sinnesorgan.
t Aorta (Rückengefäss).
th Thyreoidea (Schilddrüse).
u Seitencanal der Mantel-Klappen.
v Darmvene (Bauchgefäss).
w Wurzelfasern der Ascidie.
x Grenze zwischen Kiemendarm und Leberdarm (zugleich Grenze zwischen Kopf und Rumpf).
y Schlundrinne (Flimmerrinne).
z Embryonen der Ascidie.

Taf. X. Ontogenie der Ascidie (1-6.) und des Amphioxus. (7-13.)



E. Haeckel del. Photogravure u. Druck H. Riffarth, Berlin. W. Grohman



E. Haeckel del. Photogravure u. Druck H. Riffarth, Berlin. W. Grohmann sc.

Siebenzehnter Vortrag.

Keimesgeschichte des Amphioxus und der Ascidie.

„Die Urgeschichte der Art wird in ihrer Entwickelungsgeschichte um so vollständiger erhalten sein, je länger die Reihe der Jugendzustände ist, die sie gleichmässigen Schrittes durchläuft, und um so treuer, je weniger sich die Lebensweise der Jungen von der der Alten entfernt, und je weniger die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Jugendzustände als aus späteren in frühere Lebensabschnitte zurückverlegt, oder als selbstständig erworben sich auffassen lassen."

Fritz Müller (1864).

Palingenetische Keimesgeschichte des Amphioxus, als typisches Urbild der Wirbelthier-Entwickelung. Wesentliche Uebereinstimmung derselben mit der Keimesgeschichte der Ascidie. Stammverwandtschaft der Tunicaten und Vertebraten.

Inhalt des siebenzehnten Vortrages.

Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und der Wirbellosen. Befruchtung des Amphioxus. Durch totale Eifurchung entsteht eine kugelige Keimblase (Blastula) Aus dieser entsteht durch Einstülpung die Becherlarve (Gastrula). Diese entwickelt sich rasch zur Chordula. In der Mitte des Rückens entsteht das exodermale Nervenrohr, darunter die entodermale Chorda, und zu beiden Seiten derselben die paarigen Coelom-Taschen, ausgehend von den beiden Mesoderm-Urzellen. Die Coelom-Taschen zerfallen durch eine seitliche Längsfalte in Rückentaschen (Episomiten) und Bauchtaschen (Hyposomiten). Durch transversale Gliederung entstehen aus ersteren die Muskeltaschen (Myotome), aus letztern die Geschlechtstaschen (Gonotome). Der Darmcanal zerfällt in einen vorderen Kiemendarm und einen hinteren Leberdarm. Aus der Seitenwand des Körpers wachsen ein paar Hautfalten (Mantellappen oder Kiemendeckel) hervor und bilden durch Verwachsung auf der Bauchseite die weite Kiemenhöhle (oder Mantelhöhle). Die Ontogenese der Ascidie ist anfangs mit der des Amphioxus identisch. Es entsteht dieselbe Gastrula und Chordula. Der Schwanz mit der Chorda wird abgestossen. Die Ascidie setzt sich fest und umhüllt sich mit dem Cellulose-Mantel. Copelaten oder Appendicularien, Mantelthiere, welche zeitlebens auf der Stufe der Ascidien-Larve stehen bleiben und Ruderschwanz nebst Chorda beibehalten. Allgemeine Vergleichung und Bedeutung des Amphioxus und der Ascidie.

Litteratur:

A. Kowalevsky, 1867. *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Petersb.*, *XI. Tome.*

Derselbe, 1876. *Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat.*, *XIII. Bd.*

Berthold Hatschek, 1881. *Studien über Entwickelung des Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Wien.*, *IV. Bd.*

Derselbe, 1888. *Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Anatom. Anz. III. Bd. S.* 662.

A. Kowalevsky, 1866. *Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. Petersb.*, *X. Tome.*

Derselbe, 1871. *Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat.*, *VII. Bd.*

C. Kupffer, 1872. *Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat.*, *VIII. Bd.*

O. Seeliger, 1882. *Zur Entwickelungsgeschichte der Ascidien. Sitzungsber. Wien. Akad.*, *und* 1884, *Jenaische Zeitschr. für Naturw.*, *XVIII. Bd.*

Eduard Van Beneden *et* **Charles Julin**, 1884. *La segmentation chez les Ascidiens. Développement d' une Phallusie etc. Arch. de Biologie*, *V. Bd.*

XVII.

Meine Herren!

Die Eigenthümlichkeiten des Körperbaues, durch welche sich die Wirbelthiere von den Wirbellosen unterscheiden, sind so hervortretend, dass die Verwandtschaft dieser beiden Hauptgruppen des Thierreiches in früheren Zeiten der Systematik die grössten Schwierigkeiten bereitete. Als man der Abstammungslehre entsprechend die Verwandtschaft der verschiedenen Thiergruppen in mehr als bildlichem Sinne, in wirklich genealogischem Sinne zu betrachten begann, trat auch diese Frage alsbald in den Vordergrund, und schien eines der grössten Hindernisse für die Durchführung der Descendenz-Theorie zu bereiten. Schon früher, als man ohne den Grundgedanken des wahren genealogischen Zusammenhanges die Verwandtschaftsverhältnisse der grossen Hauptgruppen des Thierreiches, der sogenannten „Typen" von Baer und Cuvier, untersuchte, hatte man hie und da bei verschiedenen Wirbellosen Anknüpfungspunkte für die Wirbelthiere zu finden geglaubt; einzelne Würmer namentlich schienen im Körperbau den Wirbelthieren sich zu nähern, so z. B. der im Meere lebende Pfeilwurm (Sagitta). Allein bei tieferem Eingehen zeigten sich die versuchten Vergleiche unhaltbar. Nachdem Darwin durch seine Reform der Descendenz-Theorie den Anstoss zu einer wahren Stammesgeschichte des Thierreiches gegeben hatte, schien gerade die Lösung dieser Frage besonders schwierig. Als ich selbst in meiner generellen Morphologie (1866) den ersten Versuch unternahm, die Descendenz-Theorie speciell durchzuführen und auf das natürliche System anzuwenden, hat kein phylogenetisches Problem mir solche Bedenken verursacht, als die Anknüpfung der Wirbelthiere an die Wirbellosen.

Gerade zu dieser Zeit aber wurde ganz unverhoffter Weise die wahre Anknüpfung entdeckt, und zwar an einem Punkte, wo man sie am wenigsten erwartete. Gegen das Ende des Jahres 1866 erschienen in den Abhandlungen der Petersburger Akademie zwei

Arbeiten des russischen Zoologen Kowalevsky, der längere Zeit in Neapel verweilt und sich mit der Entwickelungsgeschichte niederer Thiere beschäftigt hatte. Ein glücklicher Zufall hatte diesen ausgezeichneten Beobachter fast gleichzeitig auf die Entwickelungsgeschichte des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, und auf diejenige eines wirbellosen Thieres geführt, dessen unmittelbare Verwandtschaft mit dem Amphioxus man am wenigsten vermuthet hatte, nämlich der Ascidie. Zur grössten Ueberraschung aller Zoologen, die sich für jenen wichtigen Gegenstand interessirten, ergab sich von Anbeginn der individuellen Entwickelung an die grösste Uebereinstimmung in der Bildungsweise zwischen diesen beiden ganz verschiedenen Thieren, zwischen jenem niedersten Wirbelthiere einerseits, und diesem missgestalteten, am Meeresgrunde festgewachsenen Wirbellosen anderseits. Mit dieser unleugbaren Uebereinstimmung der Ontogenese, welche bis zu einem überraschenden Grade nachzuweisen ist, war natürlich nach dem biogenetischen Grundgesetze unmittelbar auch die längst gesuchte genealogische Anknüpfung gefunden, und die wirbellose Thiergruppe bestimmt erkannt, welche zu den Wirbelthieren die nächste Blutsverwandtschaft besitzt. Durch C. Kupffer, Eduard Van Beneden und Julin, sowie später durch viele andere Zoologen, wurde jene wichtige Entdeckung bestätigt, und es kann heute kein Zweifel mehr sein, dass unter allen Klassen der wirbellosen Thiere diejenige der Mantelthiere, und unter diesen die Ascidien die nächsten Blutsverwandten der Wirbelthiere sind. Man kann nicht sagen: die Wirbelthiere stammen von den Ascidien ab; wohl aber darf man sicher behaupten: unter allen wirbellosen Thieren sind die Tunicaten, und unter diesen wieder die Ascidien, diejenigen, welche der uralten Stammform der Wirbelthiere am nächsten blutverwandt sind. Als gemeinsame Stammform beider Gruppen muss eine ausgestorbene Gattung aus dem gestaltenreichen Würmerstamme angenommen werden.

Um nun dieses ausserordentlich wichtige Verhältniss genügend zu würdigen und besonders für den von uns gesuchten Stammbaum der Wirbelthiere die sichere Basis zu gewinnen, ist es unerlässlich, die Keimesgeschichte jener beiden merkwürdigen Thierformen eingehend zu betrachten und die individuelle Entwickelung des Amphioxus mit derjenigen der Ascidie Schritt für Schritt zu vergleichen. (Vergl. Taf. X und S. 416). Wir beginnen mit der Ontogenie des Amphioxus (vergl. Fig. 211—229 und Taf. X, Fig. 7—12). Ueber diese sind wir jetzt ganz genau unterrichtet

durch die höchst sorgfältigen Untersuchungen, welche der Prager Zoologe HATSCHEK im Frühjahr 1879 anstellte, und welche die Angaben von KOWALEVSKY in erwünschter Weise bestätigen, ergänzen und weiter ausführen. Amphioxus bewohnt in zahlloser Menge den Ufersand eines kleinen Salzsees, welcher in der Nähe des Fischerdorfes Faro, am nördlichen Eingang der Meerenge von Messina liegt, und welcher mit dem Meere nur durch einen engen Graben zusammenhängt. An diesem Orte hielt sich Professor HATSCHEK zehn Wochen auf (von April bis Juni 1879), um die ganze Keimesgeschichte des Lanzetthierchens in ununterbrochenem Zusammenhange vollständig zu erforschen. Es gelang ihm dies so vollkommen, dass wir seine 1881 veröffentlichten „Studien über Entwickelung des *Amphioxus*“ als einen der wichtigsten Grundsteine betrachten dürfen, auf welchem wir die massgebende Bedeutung dieses niedersten Wirbelthieres für die Anthropogenie feststellen.

Aus den übereinstimmenden Beobachtungen, welche KOWALEVSKY in Neapel und HATSCHEK bei Messina anstellten, geht zunächst hervor, dass die totale Eifurchung und die reguläre Gastrulation des Amphioxus in der einfachsten Weise verlaufen, nach demselben Typus, welchen wir bei vielen niederen Thieren aus verschiedenen wirbellosen Stämmen finden, und welchen wir früher als den ursprünglichen oder primordialen bezeichnet haben; auch die Ascidie entwickelt sich ganz nach demselben Typus. Die geschlechtsreifen Personen von Amphioxus, welche vom April bis Mai an massenhaft bei Messina auftreten, beginnen gewöhnlich erst am Abende ihre Geschlechts-Produkte zu entleeren; wenn man sie jedoch an einem warmen Nachmittage fängt und in ein Glasgefäss mit Seewasser setzt, stossen sie sofort, in Folge dieser Störung, die aufgespeicherten reifen Geschlechts-Zellen durch die Mundöffnung aus. Die Männchen entleeren ganze Wolken von Sperma durch den Mund, und auch die Weibchen werfen die Eier in solcher Menge aus, dass noch viele an ihren Mundfäden hängen bleiben. Beiderlei Geschlechts-Zellen gelangen zunächst durch Berstung der Gonaden in die Mantelhöhle, durch die Kiemenspalten in den Kiemendarm, und aus diesem durch die Mundöffnung nach aussen.

Die Eier sind einfache rundliche Zellen. Sie haben nur $^1/_{10}$ Millimeter Durchmesser, sind also halb so gross als die Säugethier-Eier und bieten durchaus nichts Besonderes dar (Taf. X, Fig. 7). Das klare Protoplasma der reifen Eizelle ist durch zahllose darin vertheilte dunkle Körnchen von Nahrungsdotter oder Deutoplasma so sehr verdunkelt, dass der Vorgang der Befruchtung und das

Verhalten der beiderlei Kerne bei derselben (S. 143) schwer zu verfolgen ist. Die beweglichen Elemente des männlichen Samens, die stecknadelförmigen „Samenthierchen“ oder Spermazellen gleichen denen der meisten anderen Thiere (vergl. Fig. 19, S. 134). Die Befruchtung erfolgt dadurch, dass diese beweglichen Geisselzellen des Sperma sich dem Eie nähern und mit ihrem Kopftheil, das heisst mit dem verdickten Zellentheile, welcher den Zellkern umschliesst, in die Dottermasse oder in die Zellsubstanz des Eies einzudringen versuchen. Nur einem Spermatozoon gelingt es, sich an einem Pole der Eiaxe in den Dotter einzubohren, und sein Kopf oder Kern verschmilzt mit dem weiblichen Eikern, der nach Ausstossung des Richtungskörpers vom Keimbläschen übrig geblieben war. So entsteht der „Stammkern“, oder der Kern der „Stammzelle“ (Cytula; Fig. 27, S. 143). Diese unterliegt nun einer totalen Furchung, indem sie durch wiederholte Zweitheilung in 2, 4, 8, 16, 32 Zellen u. s. w. zerfällt. So entsteht der kugelige, brombeerförmige oder maulbeerförmige Körper, den wir früher als „Maulbeerkeim“ (*Morula*) bezeichnet haben.

Die Eifurchung des *Amphioxus* verläuft nicht vollkommen gleichmässig, wie man früher nach den ersten Beobachtungen von Kowalevsky (1866) annahm. Sie ist nicht völlig äqual, sondern ein wenig ungleichmässig oder adäqual. Wie später (1879) Hatschek fand, bleiben die Blastomeren oder Furchungszellen nur gleich bis zu dem Morula-Stadium, dessen kugeliger Körper aus 32 Zellen zusammengesetzt ist. Dann bleiben, wie es bei der inäqualen Furchung stets der Fall ist, die trägeren und sich langsamer theilenden vegetalen Furchungskugeln — die Mutterzellen des Entoderms — in der Theilung zurück. Am unteren oder vegetalen Eipole bleibt längere Zeit hindurch ein Kranz von acht grossen Entoderm-Zellen unverändert bestehen, während die übrigen Zellen durch Bildung zahlreicher horizontaler Kreise in eine zunehmende Anzahl von sechzehnzelligen Kränzen zerfallen. Später verschieben sich die Furchungszellen mehr oder weniger unregelmässig, während die Furchungshöhle im Inneren des Maulbeer-Keims sich ausdehnt; zuletzt treten die ersteren alle an die Oberfläche des letzteren, so dass der Keim die bekannte Blasenform erreicht und eine Hohlkugel bildet, deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht besteht (Fig. 211 *A—C*). Diese Schicht ist die Keimhaut (*Blastoderma*), das einfache Epithel, aus dessen Zellen sämmtliche Gewebe des Körpers hervorgehen. An der Keimblase oder *Blastula* ist die Axe des kugeligen Körpers deutlich durch die grösseren Zellen des vege-

talen Poles und die kleineren Zellen des animalen Poles ausgesprochen (Fig. 211 *A—C*); erstere nehmen das untere Drittel, letztere die beiden oberen Drittel der kugeligen Blasenwand ein.

Diese bedeutungsvollen ersten Keimungs-Vorgänge erfolgen beim Amphioxus mit solcher Schnelligkeit, dass bereits vier bis fünf Stunden nach erfolgter Befruchtung, also um Mitternacht, die kugelige Keimblase fertig ist. Nun entsteht am Vegetal-Pole derselben eine grubenartige Vertiefung, durch welche die Hohlkugel in sich

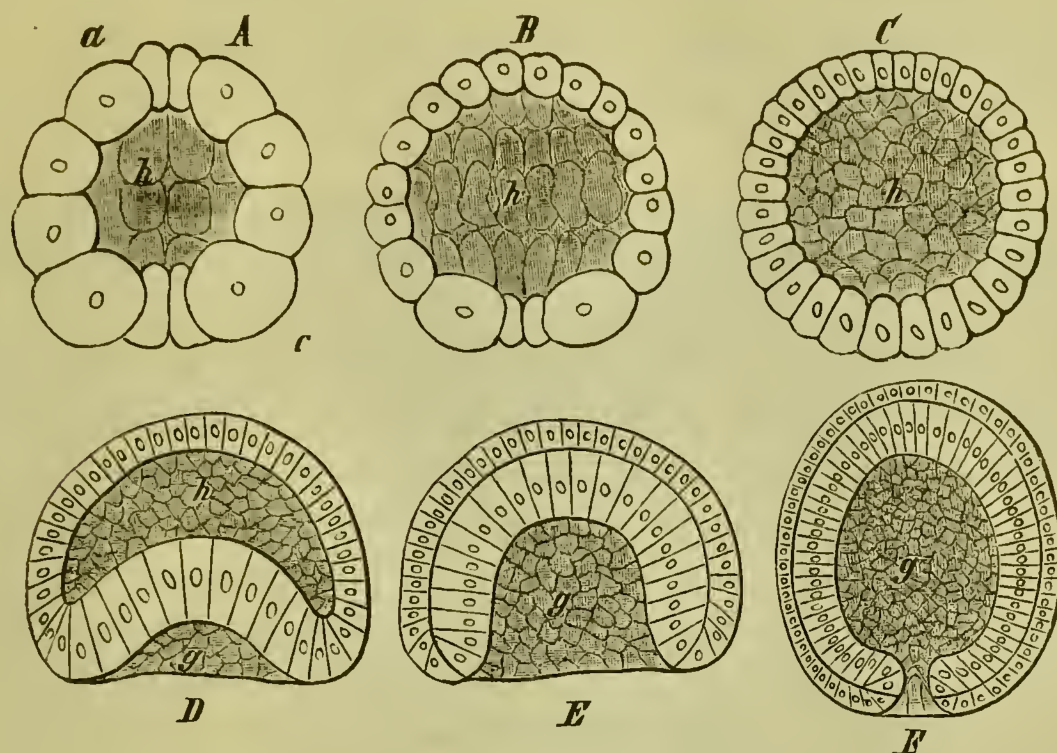


Fig. 211.

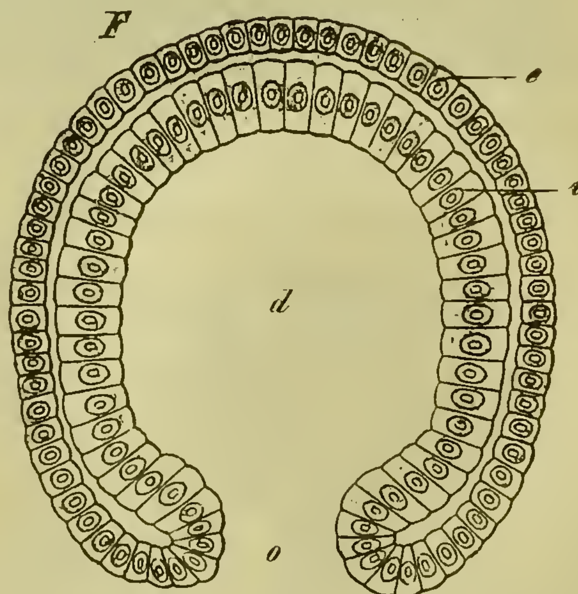


Fig. 212.

Fig. 211. **Gastrulation des Amphioxus**, nach HATSCHEK (verticale Durchschnitte durch die Ei-Axe). *A*, *B*, *C* drei Stadien der Blastula-Bildung; *D*, *E* Einstülpung der Blastula; *F* fertige Gastrula. *h* Furchungshöhle. *g* Urdarmhöhle.

Fig. 212. **Gastrula des Amphioxus**, in frontalem Längsschnitt (zwischen Episom und Hyposom). *d* Urdarm. *o* Urmund. *i* Darmblatt oder Entoderm. *e* Hautblatt oder Exoderm.

selbst eingestülpt wird (Fig. 211 *D*). Diese Grube wird immer tiefer (Fig. 211 *E, F*); schliesslich wird die Einstülpung vollständig, so dass der innere eingestülpte Theil der Blasenwand sich an den äusseren, nicht eingestülpten Theil inwendig anlegt. Auf

diese Weise entsteht ein halbkugeliger hohler Körper, dessen dünne Wand aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt ist (Fig. 211 *E*). Die halbkugelige Gestalt desselben geht bald wieder in eine fast kugelige und dann in die eiförmige über, indem die innere Höhle sich bedeutend erweitert, ihre Mündung dagegen verengt (Fig. 212 und Taf. X, Fig. 10). Die Form, welche der Embryo des Amphioxus jetzt auf diese Weise erlangt hat, ist eine echte „Becherlarve oder *Gastrula*", und zwar jene ursprüngliche einfache Form derselben, welche wir früher als „Glocken-Gastrula oder Archigastrula" unterschieden haben (Fig. 29—35, S. 161).

Wie bei allen jenen niederen Thieren, die eine solche Archigastrula bilden, ist auch beim Amphioxus der ganze Körper derselben weiter Nichts, als ein einfacher Darmschlauch; die innere Höhle desselben ist der Urdarm (*Progaster* oder *Archenteron*, Fig. 211 *g*, 212 *d*); seine einfache Oeffnung der Urmund (*Prostoma* oder *Blastoporus, o*). Die Wand ist Darmwand und Leibeswand zugleich. Sie wird aus zwei einfachen Zellenschichten zusammengesetzt, und das sind die beiden wohlbekannten primären Keimblätter. Die innere Zellenschicht oder der eingestülpte Theil der Keimhautblase, welcher die Darmhöhle unmittelbar umgiebt, ist das Entoderm oder der *Endoblast*, das innere oder vegetative Keimblatt, aus welchem sich die Wandung des Darmcanals und aller seiner Anhänge, der Coelomtaschen u. s. w. entwickelt (Fig. 212, 213 *i*). Die äussere Zellenschicht oder der nicht eingestülpte Theil der Keimhautblase ist das Exoderm oder der *Ectoblast*, das äussere oder animale Keimblatt, welches die äussere Hautdecke (Epidermis) und das Nervensystem liefert (*e*). Die Zellen der inneren Schicht oder des Entoderms sind bedeutend grösser, trüber, dunkler und fettreicher, als diejenigen der äusseren Schicht oder des Exoderms, welche klarer, heller und weniger reich an Fetttropfen sind. Es tritt also bereits vor und während der Einstülpung eine zunehmende Sonderung oder Differenzirung der inneren eingestülpten und der äusseren nicht eingestülpten Zellenschicht auf. Die animalen Zellen der äusseren Schicht entwickeln nun bald schwingende Flimmerhaare; viel später auch die vegetalen Zellen der inneren Schicht. Aus dem Protoplasma jeder einzelnen Zelle wächst ein fadenförmiger Anhang hervor, welcher ununterbrochen schwingende Bewegungen ausführt. Durch die Schwingungen dieser zarten Flimmerhaare wird die Gastrula des Amphioxus, nachdem sie die dünne Eihülle durchbrochen hat, schwimmend im Meere umhergetrieben, gleich der Gastrula so vieler anderer Thiere

(Fig. 213). Wie bei vielen anderen niederen Thieren, so sind auch bei unserem niedersten Wirbelthiere alle Flimmerzellen nur mit je einem peitschenförmigen Flimmerhaar, einer „Geissel“ ausgestattet, und demnach als Geissel-Zellen zu bezeichnen (im Gegensatze zu den „Wimperzellen“, welche viele kurze Härchen oder Cilien tragen).

Die auffallende Geschwindigkeit, mit welcher sich die Gastrulation des *Amphioxus* vollzieht, unterliegt nach den Beobachtungen von Hatschek geringen Schwankungen, und ist um so bedeutender, je wärmer die Temperatur ist. An warmen Frühlings-Abenden ist die Gastrula gewöhnlich schon nach 6 Stunden fertig. Nach einer genauen Mittheilung, welche jener ausgezeichnete Beobachter giebt,

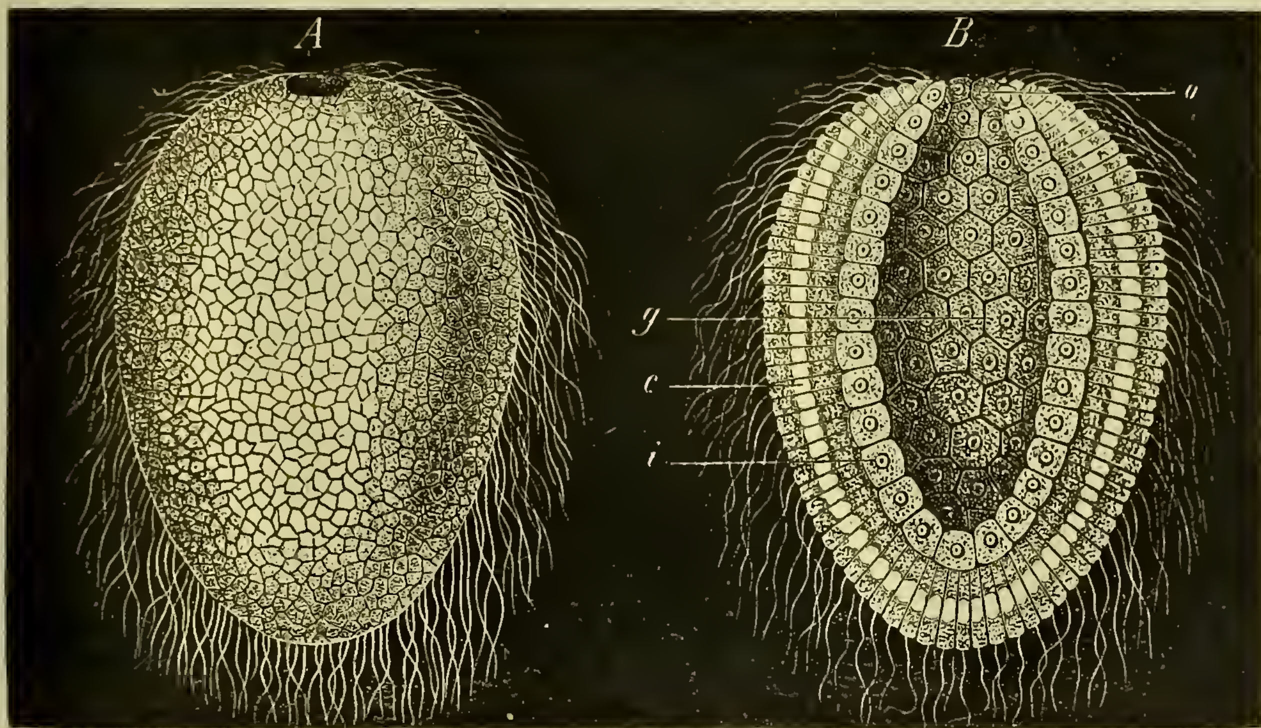


Fig. 213. Gastrula eines Schwammes (Olynthus). *A* **von aussen,** *B* **im Längsschnitt durch die Axe.** *g* **Urdarm.** *o* **Urmund.** *i* **Darmblatt oder Entoderm.** *e* **Hautblatt oder Exoderm.**

erfolgt die erste Theilung des um 8 Uhr Abends abgelagerten und befruchteten Eies bereits eine Stunde später; um 10 Uhr ist dasselbe in 4 Furchungszellen zerfallen, um $10^1/_4$ Uhr in 8, um $10^1/_2$ Uhr in 16, um 11 Uhr in 32 Zellen. Bald nach Mitternacht oder gegen 1 Uhr ist die Blastula fertig; schon nach $^3/_4$ Stunden beginnt diese sich einzustülpen; und gegen 3 Uhr Morgens ist die Furchungshöhle bereits vollkommen verdrängt. Die zunehmende Verkleinerung des Gastrula-Mundes schreitet dann bis zu den Morgenstunden langsam fort. Aber am Morgen des ersten Tages, also nach Verlauf von 10 Stunden, ist er immer noch weit offen; sein vollständiger Verschluss erfolgt langsamer und nimmt meist noch den grössten Theil des Vormittags in Anspruch.

Im Verlaufe der weiteren Entwickelung streckt sich nun die rundliche Glocken-Gastrula des Amphioxus mehr in die Länge, und beginnt zugleich auf einer Seite sich etwas abzuflachen, parallel der Längsaxe. Die abgeflachte Seite ist die spätere Rückenseite; die entgegengesetzte Bauchseite bleibt rund gewölbt. Die letztere wächst stärker als die erstere, so dass der Urmund auf die Rückenseite hinaufrückt (Fig. 214). In der Mitte der Rückenfläche entsteht eine seichte Längsfurche oder Rinne (Fig. 217), und beiderseits dieser Rinne erheben sich die Ränder des Körpers in Form zweier paralleler Leisten oder Längswülste. Sie werden jetzt schon errathen, dass jene Rinne die Rückenfurche ist, und dass diese Wülste nichts anderes sind, als die Rückenwülste oder Markwülste;

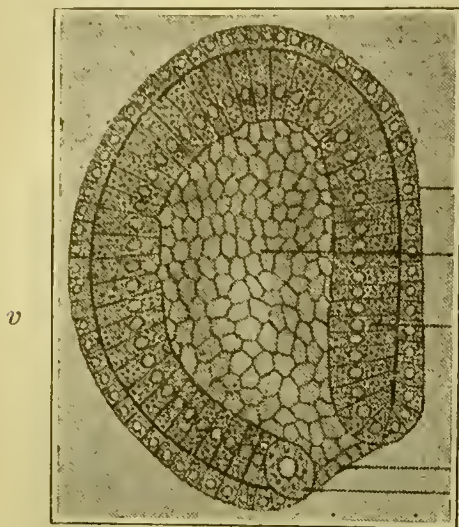


Fig. 214. **Gastrula des Amphioxus in der Seiten-Ansicht von links** (optischer Median-Schnitt). Nach HATSCHEK. *g* Urdarm, *u* Urmund, *p* peristomale Polzellen, *i* Entoderm, *e* Exoderm, *d* Rückenseite, *v* Bauchseite.

diese bilden die erste Anlage des Central-Nervensystems, des Markrohres. Die beiden Markwülste werden nun bald höher; die Furche zwischen ihnen wird immer tiefer. Die Ränder der beiden parallelen Wülste wölben sich gegen einander, verwachsen schliesslich mit ihren Rändern und das Markrohr oder Medullarrohr ist fertig (Fig. 215 *m*, 216 *m*; Taf. X, Fig. 11 *m*). Es erfolgt also an der nackten Rückenfläche der frei schwimmenden Amphioxus-Larve in ganz derselben Weise die Bildung eines Markrohres aus der äusseren Oberhaut, wie wir sie beim Embryo des Menschen und der höheren Wirbelthiere überhaupt innerhalb der Eihüllen wahrgenommen haben. Auch dort wie hier schnürt sich das Nervenrohr schliesslich vollständig von der Hornplatte ab. Eigenthümlich ist der Umstand, dass das Markrohr an demjenigen Körperende, welches später das vordere oder Mundende des Amphioxus ist, offen bleibt und eine enge äussere Mündung besitzt, den *Neuroporus* (Fig. 215 *np*). An dem hinteren Ende hingegen geht die Höhle des Nervenrohrs unmittelbar in den Urmund über. Indem hier die beiden Ränder der Markfurche den Urmund überwachsen, bleibt dessen Rest noch eine Zeitlang als eine enge Oeffnung bestehen, welche eine directe Verbindung zwischen den Höhlen des Urdarms und des Nervenrohrs vermittelt: der typische M a r k d a r m g a n g oder *Canalis neuroentericus* (Fig. 215 *ne*; vergl. S. 296).

Gleichzeitig mit der Bildung des Medullar-Rohrs erfolgt nun an dem Amphioxus-Keime die Entstehung der Chorda, der Coelom-Taschen und des von ihrer Wand gebildeten Mesoderms. Auch diese bedeutungsvollen Vorgänge erfolgten hier mit einer typischen Einfachheit und Klarheit, so dass sie für die Vergleichung einerseits mit den niederen Bilaterien (Helminthen), anderseits mit den höheren Vertebraten (Cranioten) von grösster Bedeutung sind.

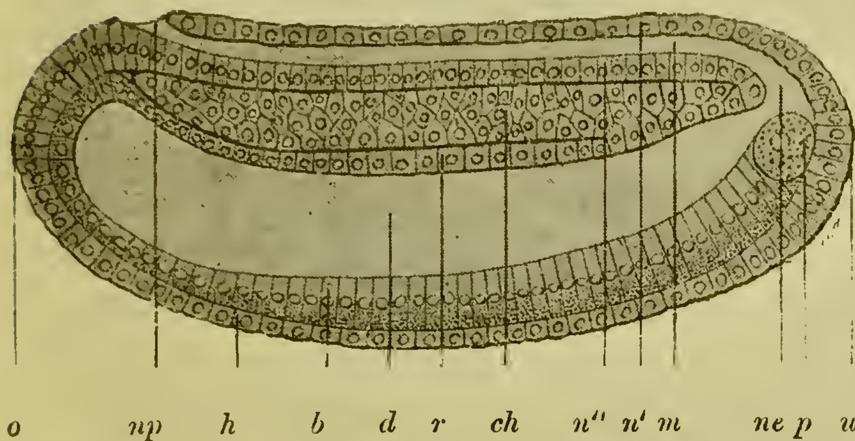


Fig. 215.

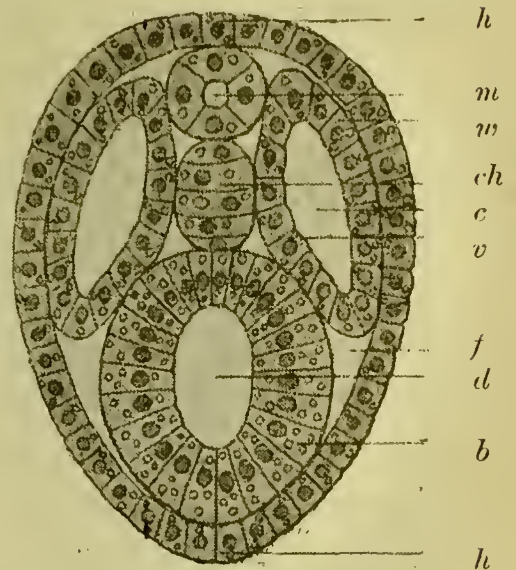


Fig. 216.

Fig. 215 und 216. **Chordula des Amphioxus.** Fig. 215 Medianer Längsschnitt (Ansicht von der linken Seite), Fig. 216 Querschnitt. Nach HATSCHEK. In Fig. 215 sind die Coelomtaschen weggelassen, um die Chorda deutlich zu zeigen. Fig. 216 ist etwas schematisch. *h* Hornplatte, *m* Markrohr, *n* dessen Wand (*n'* dorsale, *n''* ventrale), *ch* Chorda, *np* Neuroporus, *ne* Canalis neurentericus. *d* Darmhöhle. *r* Rückenwand des Darms. *b* Bauchwand des Darms. *u* Urmund. *o* Stelle der späteren Mundgrube. *p* Promesoblasten (Urzellen oder Polzellen des Mesoderms). *w* Parietalblatt, *v* Visceralblatt des Mesoderms, *c* Coelom. *f* Rest der Furchungshöhle.

Während in der Mittellinie der abgeflachten Rückenseite des länglich-eiförmigen Keimes sich die Markfurche vertieft und ihre parallelen Ränder sich zum exodermalen Nervenrohr schliessen, entsteht unmittelbar unter demselben die unpaare Chorda, und beiderseits derselben eine parallele Längsfalte, aus der entodermalen Rückenwand des Urdarms. Diese paarigen Längsfalten des Entoderms gehen aus vom Urmunde, und zwar vom unteren hinteren Rande desselben. Hier erscheinen schon frühzeitig ein paar grosse Entoderm-Zellen, die sich vor allen übrigen durch bedeutende Grösse, rundliche Form und feinkörniges Protoplasma auszeichnen; die beiden *Promesoblasten* oder Pol-Zellen des Mesoderms (Fig. 215 *p*). Dieselben sind, wie RABL, HATSCHEK und später andere Forscher übereinstimmend gezeigt haben, von grösster Bedeutung, da von ihnen bei der grossen Mehrzahl aller Bilaterien

oder Coelomarien die Bildung des mittleren Keimblattes ausgeht. Beim Amphioxus-Keim liegen sie genau am Aboral-Pol der Längsaxe, am hinteren und unteren Rande des Gastrula-Mundes, der auf die Rückenseite des Hinterendes hinaufgerückt ist. Die beiden „Polzellen des Mesoderms" bezeichnen den ursprünglichen Ausgangspunkt der paarigen Coelom-Taschen, welche von hier aus zwischen innerem und äusserem Keimblatte nach vorn hineinwachsen, sich vom Urdarm abschnüren und das Zellen-Material für das mittlere Keimblatt liefern (Fig. 217—226).

Die Gebrüder Hertwig haben in ihrer vielseitig anregenden „Coelom-Theorie" klar gezeigt, welche hohe Bedeutung diesen Coelom-Taschen zukommt. Bei der grossen Mehrzahl aller Bilaterien oder zweiseitigen Metazoen bilden sie die Grundlage der Leibeshöhle (*Coeloma*); ihre beiden Hohlräume (rechter und linker Coelom-Sack) fliessen gewöhnlich zu einem einfachen Hohlraum zusammen, indem ihre verwachsenden Wände entweder bloss auf der Bauchseite durchbrochen werden (Wirbelthiere und Sternthiere) oder zugleich auf der Rückenseite (Gliederthiere und die meisten Wurmthiere). Die äussere Wand der aufgeblähten Coelom-Taschen, das Parietal-Blatt, legt sich an das Exoderm an und wird zum „Hautfaserblatt"; die innere Wand hingegen, das Visceral-Blatt, vereinigt sich mit dem Entoderm und wird zum „Darmfaserblatt" (Fig. 217—226; vergl. den X. Vortrag).

Das Mittelblatt wird also beim Amphioxus, wie bei allen anderen Bilaterien, paarig angelegt und nimmt seinen Ursprung

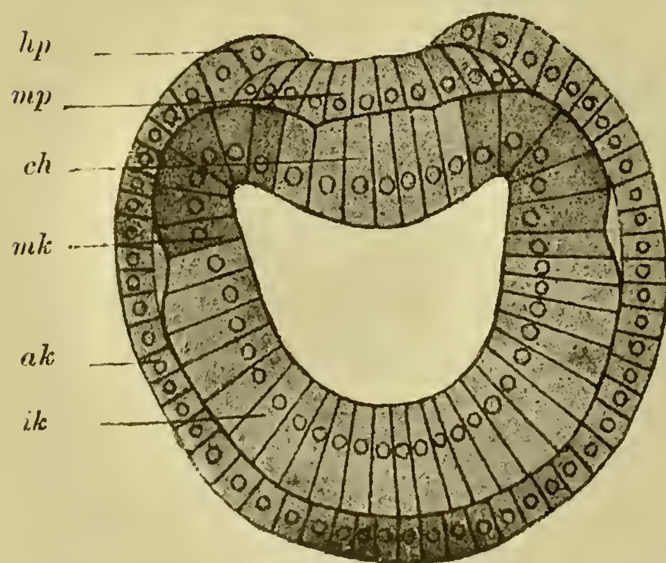


Fig. 217.

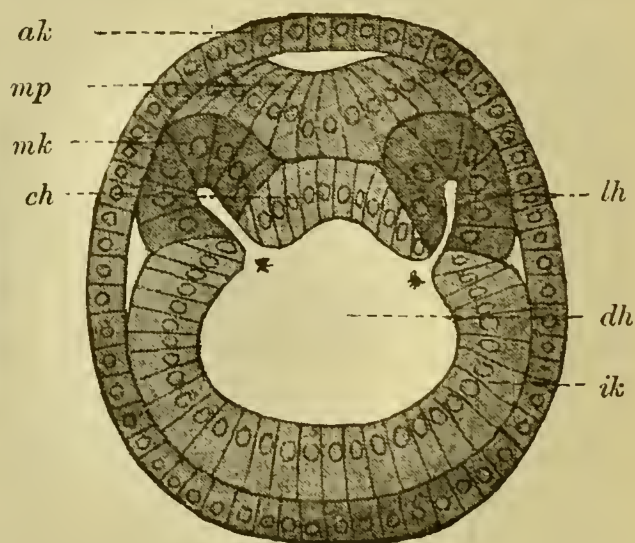


Fig. 218.

Fig. 217 u. 218. **Querschnitte von Amphioxus-Larven.** Nach Hatschek. Fig. 217 im Beginne der Coelom-Bildung (noch ohne Ursegmente), Fig. 218 im Stadium mit vier Ursegmenten, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt. *hp* Hornplatte. *mp* Markplatte. *ch* Chorda. * und * Anlage der Coelom-Taschen. *lh* Leibeshöhle.

vom Entoderm, und zwar von jenem hintersten Theile desselben, welcher am Urmunde in das Exoderm unmittelbar übergeht. Hier treten schon sehr frühzeitig, rechts und links vom Urmunde, jene beiden „Mesoderm-Urzellen" auf. Von hier aus beginnt auch die Bildung der beiden seitlichen Längsfalten des Urdarms, welche sich als Coelom-Taschen von demselben abschnüren. Die wichtige Frage, welche Beziehungen die ersteren zu den letzteren besitzen,

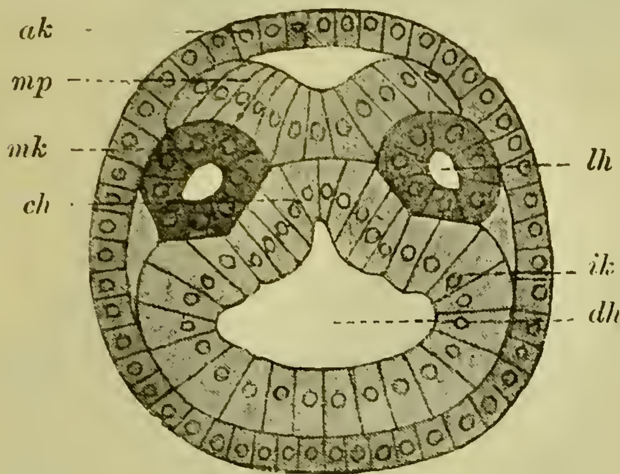


Fig. 219.

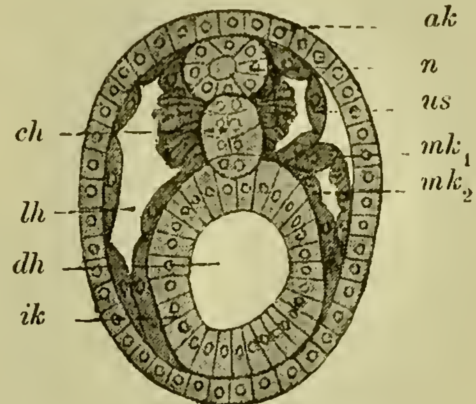


Fig. 220.

Fig. 219 u. 220. **Querschnitte von Amphioxus-Keimen.** Fig. 219 im Stadium mit fünf Somiten, Fig. 220 im Stadium mit elf Somiten. Nach HATSCHEK. *ak* Aeusseres Keimblatt, *mp* Medullar-Platte, *n* Nervenrohr. *ik* Inneres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle. *mk* Mittleres Keimblatt (mk_1 parietales, mk_2 viscerales), *us* Ursegment, *ch* Chorda.

gehört zu den schwierigsten Problemen der vergleichenden Keimesgeschichte. Die Naturforscher, welche dasselbe am genauesten und umfassendsten bearbeitet haben, HERTWIG und RABL, sind hier verschiedener Ansicht. Die Gebrüder HERTWIG haben in ihrer Coelom-Theorie zu zeigen versucht, dass bei allen Bilaterien (— mit Ausnahme weniger Gruppen, der Pseudocoelier —) die Leibeshöhle durch Ausstülpung von ein paar Coelom-Säcken aus dem Urdarm entsteht, und dass deren Wände das Mesoderm liefern. RABL hingegen ist der Ansicht, dass ursprünglich die Bildung von ein paar Polzellen die Anlage der soliden paarigen Mesoderm-Leisten einleitet. Vielleicht lassen sich beide Ansichten in der Weise vereinigen, dass die Coelom-Taschen weitere Ausbildungen jener paarigen Zellenstränge sind, welche ursprünglich (bei den ältesten, kleinen und zellenarmen Bilaterien) nur durch ein paar Polzellen (primäre Sexualzellen) vertreten waren. Phylogenetisch betrachtet sind in jedem Falle, mag diese oder jene Ansicht richtiger sein, die paarigen M e s o d e r m - A n l a g e n als ein Paar G o n a d e n aufzufassen, als Geschlechtsdrüsen der niederen Bilaterien, von denen auch die Wirbelthiere abstammen.

Schon bald nach ihrem ersten Auftreten zerfallen die paarigen Mesoderm-Taschen des Amphioxus durch Längs- und Querfalten in verschiedene Theile. Durch eine paarige seitliche Längsfalte wird jede der beiden primären Coelom-Taschen in einen oberen dorsalen und einen unteren ventralen Abschnitt zerlegt. (Fig. 220). Durch zahlreiche parallele Querfalten aber zerfallen diese wiederum in eine Anzahl hinter einander gelegener Säcke, die Ursegmente, oder Somiten (früher unpassend „Urwirbel" genannt; Fig. 221—226). Ihr Schicksal ist oben und unten verschieden. Die oberen oder

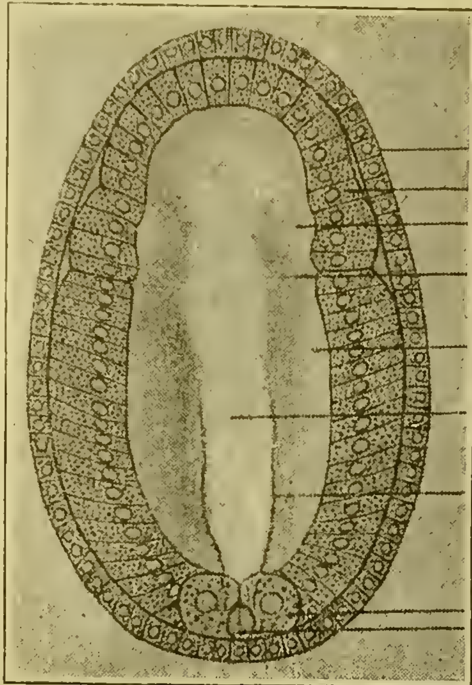


Fig. 221. **Keim des Amphioxus, 16 Stunden alt,** vom Rücken gesehen Nach Hatschek. *d* Urdarm. *u* Urmund. *p* Polzellen des Mesoderms. *c* Coelomtaschen, *m* deren erstes Ursegment. *n* Medullar-Rohr. *i* Entoderm. *e* Exoderm. *s* Erste Segment-Falte.

dorsalen Ursegmente, die Episomiten oder „Rücken-Segmente", rundliche dickwandige Säckchen, verlieren später ihre Höhlung und bauen durch ihre Zellen die segmentalen Muskelplatten des Rumpfes auf. Die unteren oder ventralen Ursegmente hingegen, die Hyposomiten oder „Bauch-Segmente", welche den „Seitenplatten" des Cranioten-Embryo entsprechen, fliessen im oberen Theile durch Schwund ihrer Seitenwände zusammen und bilden so die perigastrale Leibeshöhle (Metacoel); im unteren Theile bleiben ihre Anlagen getrennt und bilden später die segmentalen Gonaden.

Die Abschnürung der bläschenförmigen Ursegmente vom Urdarm erfolgt stets reihenweise in der Richtung von vorn nach hinten, so dass also das vorderste Paar der Coelom-Säckchen (bei Amphioxus an der Grenze des vorderen und mittleren Keim-Drittels gelegen), das erste, älteste und grösste ist (Fig. 221 *m*). Jedes folgende ist kleiner und jünger. Ihre Zahl nimmt beständig zu, indem das hintere Drittel der Coelomfalten von den aboralen Pol-Zellen ausgehend immer weiter wächst und immer neue Querfalten nach hinten hin entstehen (Fig. 222—226). Je mehr sich der Körper durch Wachsthum des aboralen hinteren Theils in die Länge streckt, desto grösser wird die Zahl der Ursegmente.

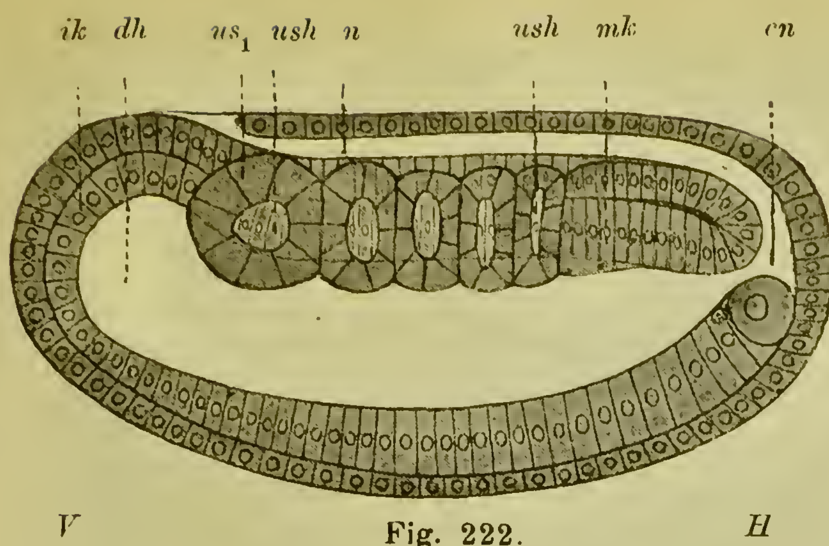


Fig. 222.

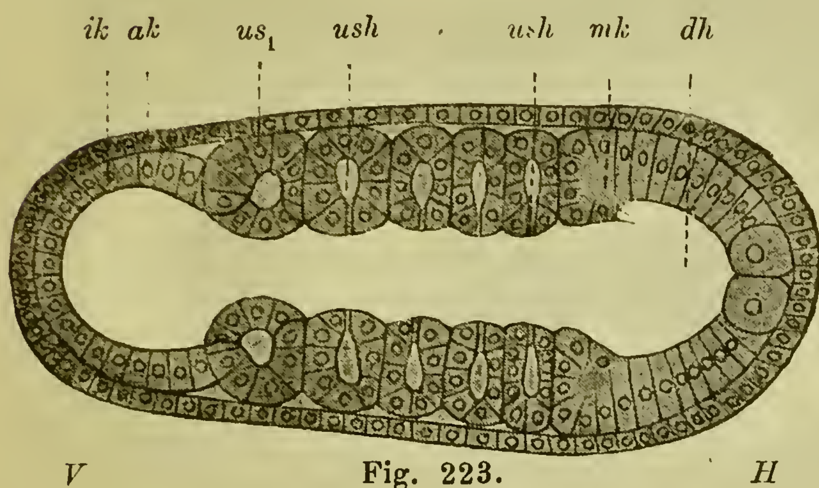


Fig. 223.

Fig. 222 und 223. **Keim des Amphioxus, 20 Stunden alt, mit fünf Somiten** (oder „Urwirbel-Paaren"). Fig. 222 von der linken Seite, Fig. 223 von der Rücken - Seite. Nach HATSCHEK. *V* Vorder-Ende, *H* Hinter-Ende, *ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt; *dh* Darmrohr, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *ush* Coelom-Taschen (oder Ursegmenthöhlen). us_1 Erstes (vorderstes) Ursegment.

In der Mitte zwischen den beiden paarigen lateralen Coelom-Falten des Urdarms schnürt sich von diesem frühzeitig, in der Mittellinie seiner Rückenwand, ein unpaares Central-Organ ab, der Rückenstrang (*Chorda dorsalis*) (Fig. 215, 216 *ch*). Dieser centrale Axenstab, der bei allen Wirbelthieren die primitive Grundlage der späteren Wirbelsäule bildet, und sie beim Amphioxus allein vertritt, entsteht also aus dem Entoderm. Genauere Betrachtung lehrt, dass dieser solide cylindrische Axenstab nicht als solcher entsteht, sondern in Gestalt einer sagittalen, nach oben vorspringenden Entoderm-Falte. Allein die beiden parallelen Blätter dieser geradlinigen Median-Falte legen sich sofort so eng an einander, dass der Hohlraum zwischen ihnen verschwindet. Daher erscheint der solide Stab, vom Rücken gesehen, aus zwei parallelen Längsreihen von Entoderm-Zellen zusammengesetzt.

Durch diese wichtigen Faltungs-Vorgänge am Urdarm zerfällt der einfache Entoderm-Schlauch in vier ganz verschiedene Abschnitte: I. unten auf der Bauchseite das bleibende Darmrohr oder der Dauerdarm (*Metagaster*), II. oben darüber, auf der Rückenseite, der Axenstab oder die *Chorda*, und III. die paarigen Coelomsäcke, welche alsbald wieder in zwei verschiedene Ge-

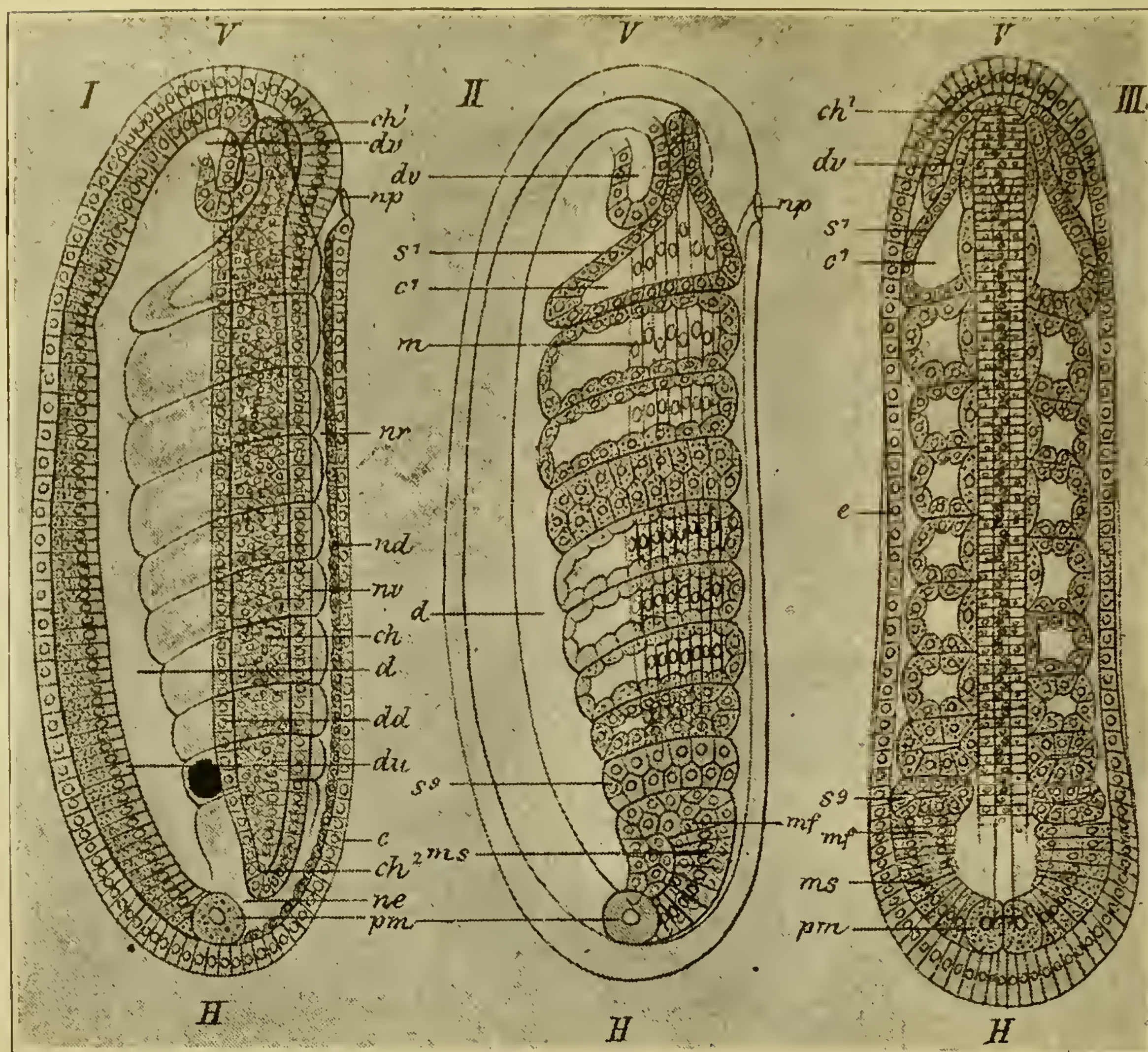


Fig. 224. Fig. 225. Fig. 226.

Fig. 224—226. **Keim des Amphioxus, 24 Stunden alt, mit 8 Somiten.** Nach HATSCHEK. Fig. 224 und 225 Seiten-Ansicht (von links). Fig. 226 Rücken-Ansicht. In Fig. 224 sind nur die Umrisse der 8 Ursegmente gezeichnet, in Fig. 225 ihre Höhlen und Muskelwände. *V* Vorderende. *H* Hinterende. *d* Darm, *du* untere, *dd* obere Darmwand. *ne* Canalis neurentericus. *nv* Ventrale, *nd* dorsale Wand des Nervenrohrs. *np* Neuroporus. *dv* Vordere Darmtasche. *ch* Chorda. *pm* Polzelle des Mesoderms (*ms*).

bilde sich theilen: III A oben, auf der Rückenseite, die Episomiten, die paarige Längsreihe der Ursegmente oder Muskelstücke (*Myotome*); III B. unten, beiderseits des Urdarms, die Hyposomiten, die paarigen „Seitenplatten", welche die Reihe der Gonaden liefern, und deren Höhlungen oben theilweise zur Bildung der perigastralen Leibeshöhle zusammenfliessen. Gleichzeitig bildet sich oberhalb der Chorda, auf der Rückenfläche, durch Schluss der parallelen Medullar-Wülste das Nervenrohr oder Markrohr weiter aus. Alle diese Vorgänge, durch welche der typische Bau des Wirbelthieres angelegt wird, erfolgen beim Embryo des Amphioxus mit erstaunlicher Schnelligkeit; am Nachmittage des ersten Tages, 24 Stunden nach erfolgter Befruchtung, ist das junge Wirbelthier, der typische Embryo, bereits fertig; er besitzt jetzt gewöhnlich schon 6—8 Somiten.

Die wichtigste Erscheinung am zweiten Lebenstage des Amphioxus ist die Bildung der beiden bleibenden Darmöffnungen, Mund und After. In den Stadien Fig. 215—226 erscheint das Darmrohr, nach Verschluss des Urmundes, ganz geschlossen; nur hinten communicirt es noch durch den neurenterischen Canal mit dem Markrohr. Die bleibende Mundöffnung bildet sich erst secundär, von aussen her, am entgegengesetzten Ende (in der Nähe von *ss* Fig. 12, Taf. X). Hier entsteht am Ende des zweiten Tages in der äusseren Oberhaut eine grubenförmige Vertiefung, welche nach innen in den geschlossenen Darm durchbricht. Ebenso bildet sich hinten, einige Stunden später (in der Nähe des zugewachsenen Gastrula-Mundes), die After-Oeffnung. Auch beim Menschen und den höheren Wirbelthieren überhaupt entstehen Mund und After, wie Sie sich erinnern, als flache Gruben in der äusseren Haut; und diese brechen ebenfalls nach innen durch, indem sie sich mit den beiden blinden Enden des geschlossenen Darmrohres nachträglich in Verbindung setzen (vergl. S. 317). Während des zweiten Tages erleidet der Amphioxus-Embryo sonst wenig Veränderungen. Die Zahl der Ursegmente vermehrt sich und beträgt 48—50 Stunden nach der Befruchtung gewöhnlich 14. Die langsame Vermehrung derselben geschieht durch dieselbe, von vorn nach hinten fortschreitende Abgliederung (d. h. Querfaltung der Coelom-Taschen), durch welche auch die Kette der Urwirbel-Segmente beim menschlichen Embryo wächst. Auch hier sind die vordersten Metameren die ältesten und die hintersten sind die jüngsten. Jedem Metamer entspricht zugleich ein bestimmter Abschnitt des Markrohres und ein Paar Rückenmarks-Nerven, die von diesem aus an die Muskeln und an die Haut treten. Das Muskelsystem ist dasjenige Organsystem des Körpers, an welchem sich die Gliederung oder Metamerenbildung zuerst bemerkbar macht [120]).

Fast gleichzeitig mit der Mundöffnung bricht am Vordertheile des Amphioxus-Embryo die erste Kiemenspalte durch (meistens 40 Stunden nach Beginn der Keimung). Nun beginnt er sich selbstständig zu ernähren, da das in der Eizelle aufgespeicherte Nahrungs-Material vollständig aufgebraucht ist. Die weitere Entwickelung der frei lebenden Larve erfolgt nur sehr langsam und nimmt mehrere Monate in Anspruch. Der Körper streckt sich nun bedeutend in die Länge und wird seitlich zusammengedrückt, der vordere Kopftheil dreieckig verbreitert. In diesem entstehen zwei einfache Sinnesorgane. Im Inneren zeigen sich die ersten Blutgefässe, ein oberes oder Rückengefäss, der Aorta entsprechend, zwischen dem

Darm und der Chorda dorsalis (Taf. X, Fig. 13 *t*, 15 *t*), und ein unteres oder Bauchgefäss, der Darmvene entsprechend, am unteren Rande des Darmes (Fig. 13 *v*, 15 *v*). Ferner bilden sich jetzt im vorderen Theile des Darmcanals die Kiemen oder die Athmungs-Organe aus. Der ganze vordere oder respiratorische Abschnitt des Darmes verwandelt sich in einen Kiemenkorb, der gitterartig von zahlreichen Kiemenlöchern durchbrochen wird, wie bei den Ascidien. Dies geschieht dadurch, dass der vorderste Theil der Darmwand mit der äusseren Haut stellenweise verwächst, und dass in diesen Verwachsungsstellen Spalten entstehen, Durchbrüche der Wand, welche von aussen in das Innere des Darmes hineinführen. Anfangs sind nur sehr wenige solche Kiemenspalten vorhanden; bald aber liegen zahlreiche, erst in einer, dann in zwei Reihen, hinter einander. Die vorderste Kiemenspalte ist die älteste. Zuletzt findet man jederseits ein Gitterwerk von feinen Kiemenspalten, gestützt durch zahlreiche feste Kiemenstäbchen; diese werden paarweise durch Querstäbchen verbunden (Fig. 15 *k*).

Hier müssen wir nun besonders hervorheben, dass anfangs beim Keime des Amphioxus, wie beim Embryo aller übrigen Wirbelthiere, die Seitenwand des Halses derart von wenigen Spalten durchbrochen wird, dass man unmittelbar durch dieselben von der äusseren Haut aus in den Vorderdarm eingehen kann (Fig. 227 *K*). Das Athemwasser, durch den Mund in den Kiemendarm aufgenommen, tritt unmittelbar durch die Kiemenspalten nach aussen. Während sich nun die Zahl dieser Kiemenspalten rasch und beträchtlich vermehrt, erhebt sich über der obersten Reihe derselben jederseits eine Längsfalte an der Seitenwand des Körpers (Fig. 228 *U*). Die enge Leibeshöhle setzt sich in diese Längsfalten oder Mantelfalten fort (*Lh*). Beide Seitenfalten wachsen nach unten und hängen wie freie Kiemendeckel herab. Dann krümmen sie sich unten mit ihren freien Rändern gegen einander und verwachsen in der Mittellinie der Bauchseite, in der Bauchnaht oder Raphe (Fig. 229 *R*). Nur das Kiemenloch bleibt offen (Fig. 201 *c*). So entsteht rings um den Kiemendarm eine weite Mantelhöhle oder Peribranchial-Höhle, welche das aus den Kiemenspalten austretende Athemwasser aufnimmt und durch das hinten unten gelegene Kiemenloch (*Porus branchialis*) entleert. Sie kann einerseits der analogen, vom Kiemendeckel verhüllten Kiemenhöhle der Fische, anderseits der Mantelhöhle der Ascidien verglichen werden. Diese weite Mantelhöhle, mit Wasser erfüllt und frei mit dem umgebenden Wasser communicirend, ist wohl zu unterscheiden von der

engen, mit Lymphe erfüllten Leibeshöhle, die nach aussen ganz abgeschlossen ist. Diese letztere, das Coeloma (Fig. 227—229 *Lh*), ist beim erwachsenen Amphioxus sehr eng, auf einen sehr schmalen

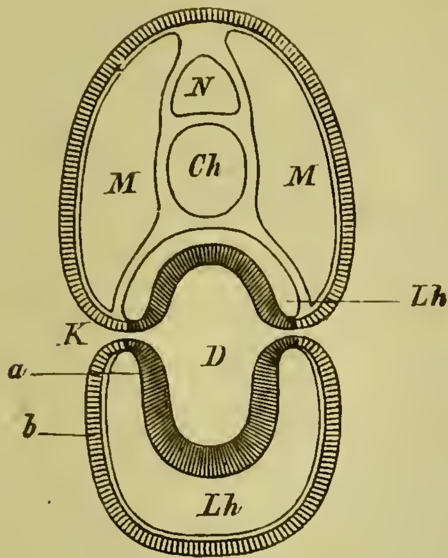


Fig. 227.

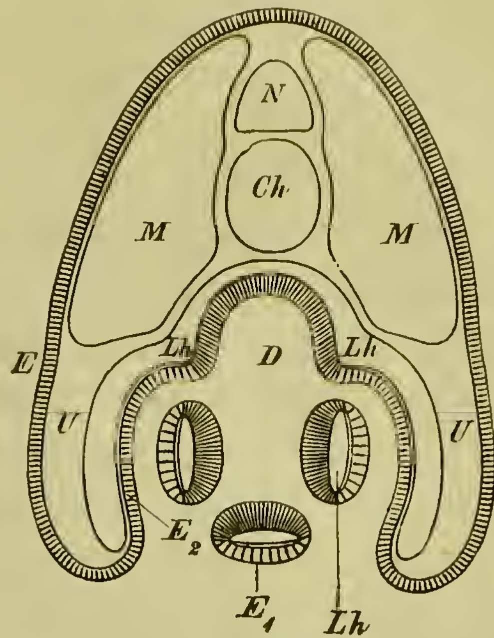


Fig. 228.

Fig. 227—229. **Querschnitte durch junge Larven von Amphioxus** (schematisch, nach Rolph). (Vergl. auch Fig. 206, S. 402.) In Fig. 227 kann man frei von aussen durch die Kiemenspalten (*K*) in die Darmhöhle (*D*) hineingelangen. In Fig. 228 bilden sich die seitlichen Längsfalten der Leibeswand oder die Kiemendeckel, welche nach unten wachsen. In Fig. 229 sind diese Seitenfalten unten gegen einander gewachsen und mit ihren Rändern in der Mittellinie der Bauchseite verschmolzen (*R* Naht oder Raphe). Nun tritt das Athemwasser aus der Darmhöhle (*D*) in die Mantelhöhle (*A*). Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *N* Markrohr. *Ch* Chorda. *M* Seitenmuskeln. *Lh* Leibeshöhle. *G* Theil der Leibeshöhle, in welchem sich später die Geschlechtsorgane bilden. *D* Darmhöhle, ausgekleidet vom Darmdrüsenblatt (*a*). *A* Mantelhöhle. *K* Kiemenspalte. *b* = *E* Oberhaut oder Epidermis. E_1 Dieselbe als viscerales Epithel der Mantelhöhle. E_2 Dieselbe als parietales Epithel der Mantelhöhle.

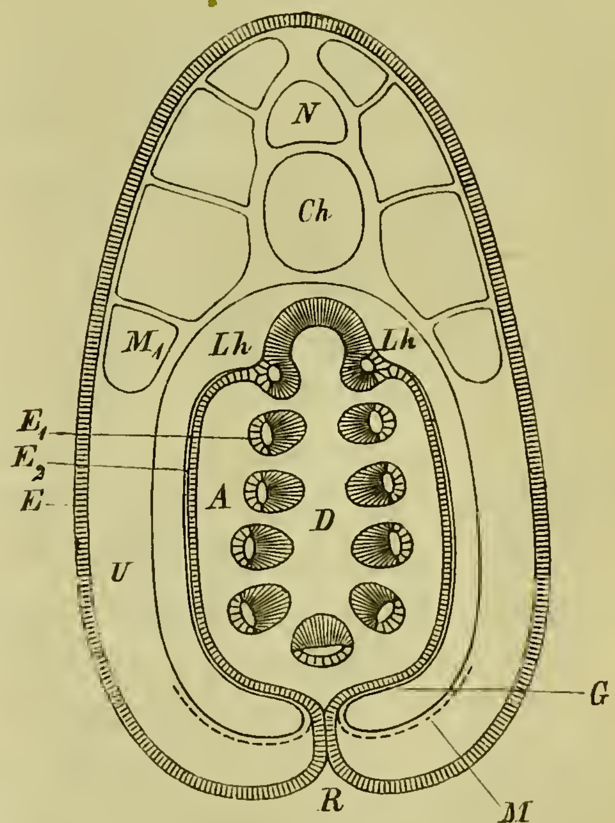


Fig. 229.

Raum reducirt. Nachdem die Peribranchialhöhle des Amphioxus gebildet ist, tritt das Athemwasser, welches durch den Mund aufgenommen wurde, nicht mehr direct durch die Kiemenspalten nach aussen, sondern durch das Kiemenloch oder den Mantel-Porus (Taf. XI, Fig. 15 *p*). Der hinter dem Kiemenkorb gelegene Theil

des Darmcanals verwandelt sich in den Magen (*mg*) und bildet auf der rechten Seite eine unpaare taschenförmige Ausstülpung, die sich zum Leberblindsack entwickelt (*lb*). Dieser verdauende Theil des Darmcanals ist von der engen Leibeshöhle umschlossen.

In einem frühen Stadium der individuellen Entwickelung stimmt der Körperbau der Amphioxus-Larve wesentlich noch mit dem idealen Bilde überein, welches wir uns früher vom „Urwirbelthier" entworfen haben (Fig. 95—99). Späterhin erleidet der Körper aber verschiedene Veränderungen, besonders im vorderen Theile. Diese Umbildungen sind für uns hier von keinem Interesse, da sie auf speciellen Anpassungs-Verhältnissen beruhen und den erblichen Wirbelthier-Typus nicht berühren. Wenn die freischwimmende Larve des Amphioxus drei Monate alt ist, giebt sie ihre pelagische Lebensweise auf und verwandelt sich in das junge, im Sande lebende Thier. Trotz seiner geringen Grösse (von nur 3 Millimeter) besitzt dasselbe im Wesentlichen schon den Bau des Erwachsenen. Von den übrigen Körpertheilen des Amphioxus hätten wir nur noch zu erwähnen, dass sich die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen erst sehr spät entwickeln, und zwar unmittelbar aus dem inneren Zellenbelag der Leibeshöhle, aus dem Coelom-Epithel. Obgleich in den Seitenwänden der Mantelhöhle, in den Kiemendeckeln oder Mantellappen (Fig. 229 *U*), späterhin keine Fortsetzung der Leibeshöhle mehr zu bemerken (Fig. 206 *U*), so ist eine solche dennoch anfänglich vorhanden (Fig. 229 *Lh*). Unten im Grunde dieser Fortsetzung bilden sich aus einem Theile des Coelom-Epithels die Geschlechtszellen (Fig. 229 *G*). Die segmentale Anordnung der Gonaden zeigt, dass sie aus den Hyposomiten entstehen (vergl. S. 404). Im Uebrigen ist die weitere Umbildung der von uns verfolgten Larve in die erwachsene Amphioxus-Form so einfach, dass wir hier nicht weiter darauf einzugehen brauchen [124]).

Wir wenden uns jetzt vielmehr zur Entwickelungsgeschichte der Ascidie, dieses scheinbar so viel tiefer stehenden und so viel einfacher organisirten Thieres, das den grössten Theil seines Lebens auf dem Meeresgrunde als unförmlicher Klumpen festgewachsen bleibt. Es war ein sehr glücklicher Zufall, dass Kowalevsky gerade diejenigen grösseren Ascidienformen bei seinen Untersuchungen zuerst in die Hände bekam, welche die Verwandtschaft der Wirbelthiere mit den Wirbellosen am deutlichsten beweisen, und deren Larven sich in den ersten Abschnitten der Entwickelung vollkommen gleich derjenigen des Amphioxus verhalten. Diese Uebereinstimmung geht in allem Wesentlichen so weit, dass wir

eigentlich bloss das von der Ontogenesis des Amphioxus Gesagte zu wiederholen brauchen.

Das Ei der grösseren Ascidien (*Phallusia*, *Cynthia* u. s. w.) ist eine einfache kugelige Zelle von $^1/_{10}$—$^1/_5$ Millimeter Durchmesser. In dem trüben feinkörnigen Dotter findet sich ein helles kugeliges Keimbläschen von ungefähr $^1/_{30}$ Millimeter Durchmesser, welches einen kleinen Keimfleck oder Nucleolus einschliesst (Fig. 1, Taf. X). Innerhalb der Hülle, welche das Ei umgiebt, durchläuft nun nach erfolgter Befruchtung die Stammzelle der Ascidie genau dieselben Verwandlungen, wie die Cytula des Amphioxus. Die speciellen Vorgänge bei der Befruchtung und der Eifurchung sind bei unserer grössten und interessantesten Ascidie, bei Phallusia mammillata, neuerdings sehr genau untersucht und beschrieben worden von Eduard Strasburger. In Bezug auf das merkwürdige Detail dieser Vorgänge, welches für unseren Zweck hier zu weit abliegt, verweise ich auf dessen ausgezeichnete Schrift über „Zellbildung“ [122]). Auch hier, wie beim Amphioxus, erleidet die Stammzelle oder die „erste Furchungszelle“ eine totale Furchung; sie zerfällt durch wiederholte Theilung in 2, 4, 8, 16, 32 Zellen u. s. w. Durch fortgesetzte totale Furchung bildet sich die Morula, der maulbeerförmige Haufen von gleichartigen Zellen. Im Inneren desselben sammelt sich Flüssigkeit an, und so entsteht wiederum eine kugelige Keimblase (*Blastula*), deren Wand eine einzige Zellenschicht, das Blastoderm bildet (Taf. X, Fig. 3). Ganz ebenso wie beim Amphioxus entwickelt sich aus dieser Blastula durch Einstülpung eine echte Gastrula, und zwar eine einfache Glocken-Gastrula (Taf. X, Fig. 4).

Insoweit läge nun in der Entwickelungsgeschichte der Ascidie noch gar kein bestimmender Grund, dieselbe irgendwie in nähere Verwandtschaft mit den Wirbelthieren zu bringen; denn dieselbe Gastrula entsteht ja auf dieselbe Weise auch bei den verschiedensten Thieren aus anderen Stämmen. Jetzt aber tritt ein Entwickelungsprocess auf, der nur den Wirbelthieren eigenthümlich ist und der gerade die Stammesverwandtschaft der Ascidie mit den Wirbelthieren unwiderleglich beweist. Es entsteht nämlich aus der äusseren Oberhaut der Gastrula auf der Rückenseite ein Markrohr, und zwischen diesem und dem Urdarm eine Chorda: Organe, die sich sonst nur bei den Wirbelthieren finden und diesen ausschliesslich eigenthümlich sind. Die Bildung dieser höchst wichtigen Organe geschieht bei der Gastrula der Ascidien ganz ebenso wie bei derjenigen des Amphioxus. Auch bei der Ascidie flacht sich der länglich-runde

oder eiförmige, einaxige Gastrula-Körper zunächst auf einer Seite ab, und zwar auf der späteren Rückenseite. In der Mittellinie der Abflachung vertieft sich eine Furche oder Rinne, die „Markfurche“, und beiderseits derselben erheben sich aus dem Hautblatt ein paar parallele, längs verlaufende Leisten oder Wülste. Diese beiden „Markwülste oder Medullarwülste“ wachsen oben über der Furche zusammen und bilden so ein Rohr; auch hier ist dieses Nervenrohr oder Markrohr anfangs vorn offen, hinten aber durch den Canalis neuro-entericus mit dem Urdarm verbunden. Ferner entstehen auch bei der Ascidien-Larve die beiden bleibenden Oeffnungen des Darmrohrs erst später, als selbstständige Neubildungen. Die bleibende Mundöffnung entsteht nicht aus dem Urmunde der Gastrula; dieser Urmund wächst vielmehr zu, und in seiner Nähe bildet sich durch Einstülpung von aussen die spätere Afteröffnung, an dem hinteren, der Markrohrmündung entgegengesetzten Körperende (Taf. X, Fig. 5 *a*).

Während dieser wichtigen Vorgänge, die ganz so wie beim Amphioxus sich gestalten, wächst aus dem hinteren Ende des Larvenkörpers ein schwanzförmiger Anhang hervor, und die Larve krümmt sich innerhalb der kugeligen Eihülle so zusammen, dass die Rückenseite sich hervorwölbt, während der Schwanz auf die Bauchseite zurückgeschlagen wird. In diesem Schwanze entwickelt sich, vom Urdarm ausgehend, ein cylindrischer, aus Zellen zusammengesetzter Strang, dessen vorderes Ende in den Körper der Larve zwischen Darmrohr und Nervenrohr hineinragt, und der nichts Anderes ist, als die Chorda dorsalis. Dieses wichtige Organ kannte man bisher einzig und allein bei den Wirbelthieren, während sich bei den wirbellosen Thieren sonst keine Spur davon vorfindet. Anfänglich besteht die Chorda auch hier nur aus einer einzigen Reihe von grossen hellen Entoderm-Zellen (Taf. X, Fig. 5 *ch*). Später ist sie aus mehreren Zellenreihen zusammengesetzt. Auch bei der Ascidien-Larve entsteht die Chorda aus dem dorsalen Mediantheile des Urdarms, während sich beiderseits aus diesem die beiden Coelom-Taschen abschnüren. Indem letztere zusammenfliessen, entsteht die einfache Leibeshöhle.

Wenn wir in diesem Stadium einen Querschnitt durch die Mitte des Körpers legen (da, wo der Schwanz in den Rumpf übergeht), so zeigt sich uns bei der Ascidien-Larve dasselbe charakteristische Lagerungs-Verhältniss der wichtigsten Organe, wie bei der Amphioxus-Larve (Taf. X, Fig. 6). Wir finden in der Mitte zwischen Markrohr und Darmrohr die Chorda dorsalis; und beider-

seits derselben die Muskelplatten des Rückens (r). Der Querschnitt der Ascidien-Larve ist jetzt im Wesentlichen nicht von demjenigen des Wirbelthier-Keimes verschieden (Fig. 216, S. 427).

Wenn die Ascidien-Larve diesen Grad der Ausbildung erreicht hat, fängt sie an, in der Eihülle sich zu bewegen. In Folge davon berstet die Eihülle; die Larve tritt aus derselben heraus und und schwimmt im Meere mittelst ihres Ruderschwanzes frei umher (Taf. X, Fig. 5). Man kennt diese frei schwimmenden Ascidien-Larven schon lange. Sie sind zuerst von Darwin auf seiner Reise um die Welt im Jahre 1833 beobachtet worden. Sie gleichen in der äusseren Form den Frosch-Larven oder den sogenannten Kaulquappen, und bewegen sich gleich diesen im Wasser umher, indem sie ihren Schwanz als Ruder gebrauchen. Indessen dauert dieser freibewegliche und hoch entwickelte Jugendzustand nur kurze Zeit. Zunächst allerdings findet noch eine fortschreitende Entwickelung statt, indem sich innerhalb des Nervenrohres, im vordersten Theile desselben, zwei kleine Sinnesorgane ausbilden, von denen Kowalevsky das eine für ein Auge, und das andere für ein Gehörorgan von einfachster Construction erklärt. Es entwickelt sich ferner auf der Bauchseite des Thieres, an der unteren Wand des Darmes, ein Herz, und zwar in derselben einfachen Form und an demselben Orte, an welchem auch das Herz des Menschen und aller anderen Wirbelthiere entsteht. In der unteren Muskelwand des Darmes nämlich erscheint eine schwielenartige Verdickung, ein solider spindelförmiger Zellenstrang, der bald im Inneren hohl wird; er fängt an sich zu bewegen, indem er sich in abwechselnder Richtung, bald von vorn nach hinten, bald von hinten nach vorn zusammenzieht, wie es auch bei der erwachsenen Ascidie der Fall ist. Dadurch wird die in dem hohlen Muskelschlauche angesammelte Blutflüssigkeit in wechselnder Richtung in die Blutgefässe hineingetrieben, die sich an beiden Enden des Herzschlauches entwickeln. Ein Hauptgefäss verläuft auf der Rückenseite des Darmes, ein anderes auf der Bauchseite desselben. Jenes erstere entspricht der Aorta und dem Rückengefässe der Würmer. Das andere entspricht der Darmvene und dem Bauchgefässe der Würmer.

Mit der Ausbildung dieser Organe ist die fortschreitende Ontogenesis der Ascidie vollendet, und jetzt beginnt der Rückschritt. Die frei schwimmende Ascidien-Larve fällt nämlich auf den Boden des Meeres, giebt ihre freie Ortsbewegung auf und setzt sich fest. Auf Steinen, Seepflanzen, Muschelschalen, Corallen und anderen Gegenständen des Meeresbodeas wächst sie fest an, und zwar mit

demjenigen Körpertheile, der bei der Bewegung der vordere war. Zur Anheftung dienen mehrere hier befindliche Auswüchse, gewöhnlich drei Warzen, welche schon bei der schwimmenden Larve zu bemerken sind. Der Schwanz geht jetzt verloren, da er keine Bedeutung mehr besitzt. Er unterliegt einer fettigen Degeneration, und wird sammt der ganzen Chorda dorsalis abgestossen. Der schwanzlose Körper verwandelt sich in einen unförmlichen Schlauch, der durch rückschreitende Metamorphose einzelner Theile, Neubildung und Umgestaltung anderer Theile allmählich in die früher beschriebene sonderbare Bildung übergeht.

Jedoch giebt es unter den heute noch lebenden Tunicaten eine sehr interessante Gruppe von kleinen Mantelthieren, welche auf der Entwickelungsstufe der geschwänzten, frei lebenden Ascidien-Larven zeitlebens stehen bleiben und sich mittelst ihres fortbestehenden breiten Ruderschwanzes lebhaft schwimmend im Meere umher bewegen. Das sind die merkwürdigen *Copelaten* (*Appendicularien* und *Vexillarien*, Fig. 230). Unter allen wirbellosen Thieren der Gegenwart sind sie die Einzigen, welche zeitlebens eine Chorda dorsalis und oberhalb derselben einen Nervenstrang besitzen; dieser ist als die dorsale Verlängerung des Gehirnknotens und Aequivalent des Medullarrohrs zu betrachten. Auch mündet ihr Kiemendarm durch ein paar Kiemenspalten direct nach aussen. Diese bedeutungsvollen Copelaten, vergleichbar permanenten Ascidien-Larven, stehen demnach den ausgestorbenen Prochordoniern am nächsten, jenen uralten Würmern, die wir als gemeinsame Stammformen der Mantelthiere und der Wirbelthiere betrachten müssen. Die Chorda der Appendicularien ist ein langer, cylin-

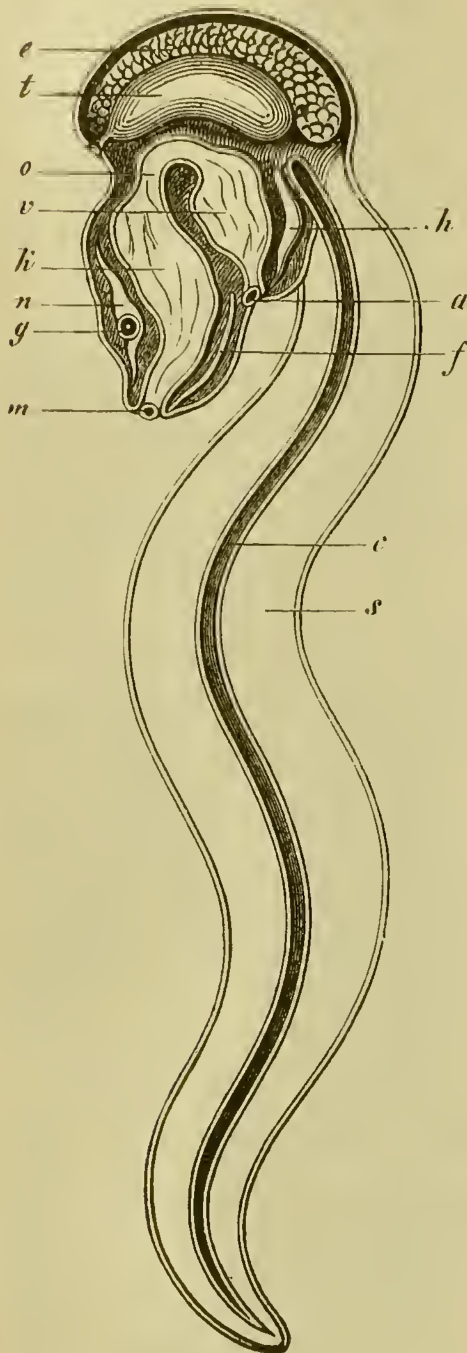


Fig. 230. Eine Appendicularia (Copelata), von der linken Seite gesehen. *m* **Mund.** *k* **Kiemendarm.** *o* **Speiseröhre.** *v* **Magen.** *a* **After.** *n* **Gehirn (Oberschlundknoten).** *g* **Gehörbläschen.** *f* **Flimmerrinne unter der Kieme.** *h* **Herz.** *t* **Hoden.** *e* **Eierstock.** *c* **Chorda.** *s* **Schwanz.**

drischer Strang (Fig. 230 *c*) und dient zum Ansatze der Muskeln, welche den platten Ruderschwanz bewegen.

Unter den verschiedenen Rückbildungen, welche die Ascidien-Larve nach ihrer Anheftung auf dem Meeresboden erleidet, ist nächst dem Verluste des Axenstabes von besonderem Interesse die starke Rückbildung eines der wichtigsten Körpertheile, des Medullarrohres. Während beim Amphioxus sich das Rückenmark fortschreitend entwickelt, schrumpft das Markrohr der Ascidien-Larve bald zu einem ganz kleinen, unansehnlichen Nervenknoten zusammen, welcher oberhalb der Mundöffnung über dem Kiemenkorbe liegt und der ausserordentlich geringen geistigen Begabung dieses Thieres entspricht (Taf. XI, Fig. 14 *m*). Dieser unbedeutende Rest des Markrohres scheint gar keinen Vergleich mit dem Nerven-Centrum der Wirbelthiere auszuhalten, und dennoch ist er aus derselben Anlage hervorgegangen wie das Rückenmark des Amphioxus. Die Sinnesorgane, welche vorn im Nervenrohr sich entwickelt hatten, gehen ebenfalls verloren, und bei der ausgebildeten Ascidie ist keine Spur mehr davon zu finden. Hingegen entwickelt sich nun zu einem sehr umfangreichen Organe der Darmcanal. Dieser sondert sich bald in zwei getrennte Abschnitte, in einen weiteren vorderen Kiemendarm, der zur Athmung, und in einen engeren hinteren Leberdarm, der zur Verdauung dient. Der Kiemendarm oder Kopfdarm der Ascidie ist anfangs klein und mündet nur durch ein paar seitliche Gänge oder Kiemenspalten direct nach aussen; ein Verhältniss, das bei den Copelaten zeitlebens besteht. Die Entstehung der Kiemenspalten erfolgt ganz in derselben Weise, wie beim Amphioxus. Indem ihre Zahl bald beträchtlich vermehrt wird, entsteht der grosse, gitterförmig durchbrochene Kiemenkorb. In der Mittellinie seiner Bauchseite bildet sich die Flimmerrinne oder „Hypobranchialrinne". Auch die weite Mantelhöhle oder Cloakenhöhle, welche den Kiemenkorb umgiebt, entwickelt sich bei der Ascidie auf ähnliche Weise wie beim Amphioxus. Die Egestions-Oeffnung dieser „Peribranchial-Höhle" entspricht dem „Mantel-Porus" des Amphioxus. An der ausgebildeten Ascidie sind der Kiemendarm und das an seiner Bauchseite gelegene Herz fast allein noch die Organe, die an die ursprüngliche Stammverwandtschaft mit den Wirbelthieren erinnern.

Schliesslich wollen wir noch einen Blick auf die Entwickelungsgeschichte des merkwürdigen äusseren M a n t e l s oder des Cellulose-Sackes werfen, in dem die Ascidie später ganz eingeschlossen ist und der die ganze Klasse der Mantelthiere charakterisirt. Ueber

die Bildung dieses Mantels sind sehr verschiedene und sehr sonderbare Ansichten aufgestellt worden. So behauptete z. B. Kowalevsky, dass sich das Thier den Mantel nicht selbst bilde, sondern dass besondere Zellen des mütterlichen Körpers, welche das Ei umgeben, zu den Mutterzellen des Mantels werden. Danach wäre der Mantel eine permanente Eihülle. Das wäre gegen alle Analogie und ist von vornherein sehr unwahrscheinlich. Ein anderer Naturforscher, Kupffer, welcher die Untersuchungen des ersteren bestätigt und weiter geführt hat, nahm an, dass sich der Mantel aus Zellen entwickele, welche sich noch vor der Befruchtung der Eizelle aus dem äusseren Theile des Eidotters bilden und ganz von dem inneren Theile desselben ablösen sollten. Auch das wäre ganz räthselhaft und unwahrscheinlich. Erst die Untersuchungen von Hertwig, die ich aus eigener Anschauung bestätigen kann, haben gezeigt, dass sich der Mantel in Form einer sogenannten Cuticula entwickelt. Er ist eine Ausschwitzung der Epidermiszellen, welche alsbald erhärtet, sich von dem eigentlichen Ascidienkörper sondert und um denselben zu einer festen Hülle verdichtet. Die Substanz derselben ist in chemischer Beziehung nicht von Pflanzen-Cellulose zu unterscheiden. Während die Oberhautzellen der äusseren Hornplatte diese Cellulose-Masse absondern, schlüpfen einzelne von ihnen in die letztere hinein, leben in der ausgeschwitzten Masse selbstständig fort und helfen den Mantel weiter bilden. So entsteht schliesslich die mächtige äussere Hülle, die immer dicker und dicker wird und bei manchen ausgebildeten Ascidien mehr als zwei Drittel der ganzen Körpermasse ausmacht [123]).

Die weitere Entwickelung der Ascidie im Einzelnen ist für uns von keiner besonderen Bedeutung, und wir wollen sie daher nicht weiter verfolgen. Das wichtigste Resultat, welches wir aus der Ontogenese derselben erhalten, ist die völlige Uebereinstimmung mit derjenigen des Amphioxus in den frühesten und wichtigsten Stadien der Keimesgeschichte. Erst nachdem Markrohr und Darmrohr, und zwischen beiden der Axenstab nebst den Muskeln gebildet ist, scheiden sich die Wege der Entwickelung. Der Amphioxus verfolgt einen fortschreitenden Entwickelungsgang und wird den Keimformen der höheren Wirbelthiere ähnlich, während die Ascidie umgekehrt eine rückschreitende Metamorphose einschlägt, und schliesslich im ausgebildeten Zustande als ein sehr unvollkommenes wirbelloses Thier erscheint.

Wenn Sie nun nochmals einen Rückblick auf alle die merkwürdigen Verhältnisse werfen, welche wir sowohl im Körperbau als

in der Keimesgeschichte des Amphioxus und der Ascidie angetroffen haben, und wenn Sie dann dieselben mit den früher verfolgten Verhältnissen der menschlichen Keimesgeschichte vergleichen, so werden sie die ausserordentliche Bedeutung, welche ich jenen beiden höchst interessanten Thierformen zugeschrieben habe, gewiss nicht mehr übertrieben finden. Denn es liegt nun klar vor Augen, dass der Amphioxus von Seiten der Wirbelthiere, die Ascidie von Seiten der Wirbellosen die verbindende Brücke schlägt, durch welche wir allein im Stande sind, die tiefe Kluft zwischen jenen beiden Hauptabtheilungen des Thierreichs auszufüllen. Die fundamentale Uebereinstimmung, welche das Lanzetthierchen und die Seescheide in den ersten und wichtigsten Verhältnissen ihrer Keimesentwickelung darbieten, bezeugt nicht allein ihre nahe anatomische Form-Verwandtschaft und ihre Zusammengehörigkeit im System; sie bezeugt vielmehr zugleich auch ihre wahre Bluts-Verwandtschaft und ihren gemeinsamen Ursprung von einer und derselben Stammform; sie wirft dadurch zugleich das klarste Licht auf die ältesten Wurzeln des menschlichen Stammbaumes.

In einigen früheren Vorträgen „über die Entstehung und den Stammbaum des Menschengeschlechts“ (1868) hatte ich auf die ausserordentliche Bedeutung jenes Verhältnisses hingewiesen und dabei geäussert, dass wir demgemäss „den Amphioxus mit besonderer Ehrfurcht als dasjenige ehrwürdige Thier betrachten müssen, welches unter allen noch lebenden Thieren allein im Stande ist, uns eine annähernde Vorstellung von unseren ältesten silurischen Wirbelthier-Ahnen zu geben“. Dieser Satz hat nicht allein bei unwissenden Theologen, sondern auch bei vielen anderen Menschen den grössten Anstoss erregt, namentlich bei solchen Philosophen, welche noch in dem anthropocentrischen Irrthume leben und den Menschen als vorbedachtes Ziel der „Schöpfung“ und wahren Endzweck alles Erdenlebens betrachten. Die „Würde der Menschheit“ sollte durch jenen Satz „mit Füssen getreten und das göttliche Vernunftbewusstsein des Menschen auf's Schwerste beleidigt sein“. (Kirchenzeitung!)

Diese Entrüstung über meine aufrichtige und hohe Verehrung des Amphioxus ist mir, offen gestanden, vollkommen unbegreiflich. Wenn wir einen uralten Eichenhain betreten und dann unserer Ehrfurcht vor den ehrwürdigen tausendjährigen Bäumen in begeisterten Worten Ausdruck geben, so findet dies Jedermann ganz natürlich. Wie erhaben steht aber der Amphioxus über der Eiche da, und wie hoch steht selbst noch die Ascidien-Organisation über derselben!

Und was sind die tausend Jahre eines ehrwürdigen Eichenlebens gegen die vielen Millionen Jahre, deren Geschichte uns der Amphioxus erzählt! Ganz abgesehen davon verdient der altersgraue Lanzelot (trotz des Mangels von Schädel und Gliedmaassen!) schon deshalb die höchste Ehrfurcht, weil er „Fleisch von unserem Fleische und Blut von unserem Blute“ ist! Jedenfalls verdiente der Amphioxus mehr Gegenstand der höchsten Bewunderung und andächtigsten Verehrung zu sein, als alle das unnütze Gesindel von sogenannten „Heiligen“, denen unsere „hochcivilisirten“ Cultur-Nationen Tempel bauen und Processionen widmen!

Wie unendlich bedeutungsvoll der Amphioxus und die Ascidie für das Verständniss der menschlichen Entwickelung und somit des wahren Menschenwesens sind, davon werden Sie sich am klarsten durch die vergleichende Uebersicht überzeugen, in welcher ich die wichtigsten Homologien des höchsten und des niedersten Wirbelthieres zusammengestellt habe (XV.—XVII. Tabelle, S. 412). Sie ersehen daraus die unleugbare Thatsache, dass der menschliche Embryo in früher Zeit seiner Entwickelung in den wichtigsten Organisations-Verhältnissen mit dem Amphioxus und mit dem Embryo der Ascidie übereinstimmt, hingegen von dem entwickelten Menschen grundverschieden ist. Auf der anderen Seite ist es aber nicht minder wichtig, die tiefe Kluft im Gedächtniss zu behalten, welche den Amphioxus von allen übrigen Wirbelthieren scheidet. Noch heute wird das Lanzetthierchen in den meisten zoologischen Lehrbüchern als ein Mitglied der Fischklasse aufgeführt. Als ich dagegen (1866) den Lanzelot ganz von den Fischen trennte, und den ganzen Wirbelthierstamm in die beiden Hauptgruppen der Schädellosen (Amphioxus) und der Schädelthiere (alle übrigen Vertebraten) theilte, galt das als eine unnütze und unbegründete Neuerung[115]. Wie es sich hiermit verhält, sehen Sie am besten aus der morphologisch-vergleichenden Uebersicht der XVI. Tabelle (S. 413). In allen wesentlichen Beziehungen stehen die Fische dem Menschen näher als dem Amphioxus.

Achtzehnter Vortrag.

Zeitrechnung unserer Stammesgeschichte.

„Vergeblich hat man bis jetzt nach einer scharfen Zeitgrenze zwischen Menschengeschichte und vormenschlicher Geschichte gesucht; der Ursprung des Menschen und die Zeit seines ersten Auftretens verlaufen in das Unbestimmbare; es lässt sich nicht scharf eine sogenannte Vorwelt von der Jetztwelt sondern. Dieses Schicksal theilen aber alle geologischen, wie alle historischen Perioden. Die Perioden, die wir unterscheiden, sind daher mehr oder weniger willkührlich abgetrennt und können, wie die Abtheilungen des naturhistorischen Systematikers, nur zur bequemeren Uebersicht und Handhabung dienen, nicht aber zu einer wirklichen Trennung des Ungleichen.“

Bernhard Cotta (1866).

Ontogenetische und phylogenetische Zeiträume. Perioden der organischen Erdgeschichte. Paläontologische Zeitrechnung. Phylogenetische Methoden der vergleichenden Sprachforschung und der vergleichenden Morphologie. Urzeugung der Moneren.

Inhalt des achtzehnten Vortrages.

Vergleichung der ontogenetischen und phylogenetischen Zeiträume. Zeitdauer der Keimesgeschichte beim Menschen und bei verschiedenen Thieren. Verschwindend geringe Länge derselben gegenüber den unermesslich langen Zeiträumen der Stammesgeschichte. Verhältniss der schnellen ontogenetischen Verwandlung zu der langsamen phylogenetischen Metamorphose. Die Zeitrechnung der organischen Erdgeschichte, gegründet auf die relative Dicke der sedimentären Gebirgsschichten oder neptunischen Formationen. Fünf Hauptabschnitte derselben: I. Das primordiale oder archozoische Zeitalter. II. Das primäre oder paläozoische Zeitalter. III. Das secundäre oder mesozoische Zeitalter. IV. Das tertiäre oder cänozoische Zeitalter. V. Das quartäre oder anthropozoische Zeitalter. Relative Länge der fünf Zeitalter. Die Resultate der vergleichenden Sprachforschung als Erläuterung der Phylogenie der Arten. Die Stämme und Zweige des indogermanischen Sprachstammes verhalten sich in ihrer Stammverwandtschaft analog den Klassen und Verzweigungen des Wirbelthierstammes. Die Stammformen sind in beiden Fällen ausgestorben und nicht mehr unter den lebenden zu finden. Die wichtigsten Stufen unter den menschlichen Stammformen. Die Entstehung der Moneren durch Urzeugung. Nothwendigkeit der Urzeugung.

Litteratur:

Immanuel Kant, 1755. *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels; oder Versuch von der Verfassung und dem mechanischen Ursprung des ganzen Weltgebäudes, nach Newton'schen Grundsätzen abgehandelt.* (*S. Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften No.* 12.)

Charles Lyell, 1830. *Principles of Geology.* (*X. Edit.* 1868.) *Deutsch von B. Cotta.*

Alexander von Humboldt, 1846—1858. *Kosmos, Entwurf einer physischen Weltbeschreibung.* 4 *Bände.*

Carus Sterne (Ernst Krause), 1879. *Werden und Vergehen. Eine Entwickelungsgeschichte des Naturganzen in gemeinverständlicher Fassung* (*mit* 500 *Abbildungen*). (*III. Aufl.* 1886.)

Bernhard Cotta, 1866. *Geologie der Gegenwart* (*IV. Aufl.* 1874).

Karl Zittel, 1872. *Aus der Urzeit. Bilder aus der Schöpfungsgeschichte* (*II. Aufl.* 1875).

C. **Radenhausen**, 1874. *Osiris. Weltgesetze in der Erdgeschichte.* 3 *Bände.*

Hermann Credner, 1872. *Elemente der Geologie.* (*VII. Aufl.* 1891.)

Carl Naegeli, 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* (*II. Urzeugung. IX. Morphologie und Systematik als phylogenetische Wissenschaften.*)

Eduard Suess, 1888. *Das Antlitz der Erde.*

XVIII.

Meine Herren!

Durch unsere vergleichenden Untersuchungen über die Anatomie und Ontogenie des Amphioxus und der Ascidie haben wir unschätzbare Hülfsmittel für die Erkenntniss der Anthropogenie gewonnen. Denn erstens haben wir dadurch in anatomischer Beziehung die weite Kluft ausgefüllt, welche in der bisherigen Systematik des Thierreiches zwischen Wirbelthieren und wirbellosen Thieren bestand; zweitens aber haben wir in der Keimesgeschichte des Amphioxus viele uralte Entwickelungs-Zustände kennen gelernt, welche in der Ontogenie des Menschen schon seit langer Zeit verschwunden und nach dem Gesetze der abgekürzten Vererbung verloren gegangen sind. Unter diesen Entwickelungs-Zuständen sind namentlich von der grössten Bedeutung die kugelige Blastula und die daraus hervorgehende Archigastrula, jene ursprüngliche, reine Form der Gastrula, welche der Amphioxus bis heute bewahrt hat, und welche bei niederen wirbellosen Thieren der verschiedensten Klassen in derselben Gestalt wiederkehrt. Nicht minder wichtig sind die späteren Keimformen der Coelomula, der Chordula u. s. w.

So hat denn die Keimesgeschichte des Amphioxus und der Ascidie unsere Quellenkenntniss von der Stammesgeschichte des Menschen so weit vervollständigt, dass trotz des gegenwärtig noch sehr unvollkommenen Zustandes unserer empirischen Kenntnisse dennoch keine wesentliche Lücke von grosser Bedeutung in derselben mehr offen ist. Wir können daher jetzt an unsere eigentliche Aufgabe herantreten, und mit Hülfe der uns zu Gebote stehenden vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Urkunden die Phylogenie des Menschen in ihren Grundzügen reconstruiren. Hierbei werden Sie sich von der unermesslichen Bedeutung überzeugen, welche die unmittelbare Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes hat. Ehe wir nun aber diese Aufgabe in Angriff

nehmen, wird es von Nutzen sein, zuvor noch einige allgemeine Verhältnisse in's Auge zu fassen, welche für das Verständniss der betreffenden Vorgänge nicht bedeutungslos sind.

Zunächst dürften hier einige Bemerkungen über die Zeiträume am Orte sein, in denen die Entwickelung des Menschengeschlechts aus dem Thierreiche erfolgt ist. Der erste Gedanke, welcher sich uns bei Betrachtung der einschlagenden Verhältnisse aufdrängt, ist der des ungeheuren Unterschiedes zwischen den Zeiträumen der menschlichen Keimesgeschichte und Stammesgeschichte. Die kurze Zeitspanne, in welcher die Ontogenesis des menschlichen Individuums erfolgt, steht in gar keinem Verhältniss zu dem unendlich langen Zeitraume, der zur Phylogenesis des menschlichen Stammes erforderlich war. Das menschliche Individuum bedarf zu seiner vollständigen Entwickelung von der Befruchtung der Eizelle an bis zu dem Momente, wo es geboren wird und den Mutterleib verlässt, nur neun Monate. Der menschliche Embryo durchläuft also seinen ganzen Entwickelungsgang in dem kurzen Zeitraume von vierzig Wochen (meistens genau 280 Tagen). Und um so viel ist eigentlich jeder Mensch älter, als man gewöhnlich annimmt. Wenn man das Alter eines Kindes z. B. auf neun und ein viertel Jahre angiebt, so ist dieses Kind in Wahrheit zehn Jahre alt. Denn der Beginn der individuellen Existenz fällt thatsächlich nicht in das Moment der Geburt, sondern in das Moment der Befruchtung. (Vergl. S. 148.)

Bei vielen anderen Säugethieren ist die Zeitdauer der embryonalen Entwickelung ziemlich dieselbe wie beim Menschen, so z. B. beim Rinde. Beim Pferd und Esel beträgt sie etwas mehr, nämlich 43—45 Wochen; beim Kameel schon 13 Monate. Bei den grössten Säugethieren braucht der Embryo zu seiner vollständigen Ausbildung im Mutterleibe bedeutend längere Zeit, so z. B. beim Rhinoceros $1^1/_2$ Jahr, beim Elephanten 90 Wochen. Die Schwangerschaft dauert hier also mehr als doppelt so lange wie beim Menschen, fast ein $1^3/_4$ Jahr. Bei den kleineren Säugethieren ist umgekehrt die Zeitdauer der embryonalen Entwickelung viel kürzer. Die kleinsten Säugethiere, die Zwergmäuse, entwickeln sich in 3 Wochen vollständig; die Kaninchen und Hasen in einem Zeitraume von 4 Wochen, Ratte und Murmelthier in 5 Wochen, der Hund in 9, das Schwein in 17 Wochen, das Schaf in 21 und der Hirsch in 36 Wochen. Noch rascher entwickeln sich die Vögel. Das Hühnchen im bebrüteten Ei braucht zu seiner vollen Reife unter normalen Verhältnissen einen Zeit-

raum von 3 Wochen oder genau 21 Tagen. Hingegen braucht die Ente 25, der Truthahn 27, der Pfau 31, der Schwan 42 und der neuholländische Casuar 65 Tage. Der kleinste Vogel, der Colibri, verlässt das Ei schon nach 12 Tagen. Es steht also offenbar die Entwickelungsdauer des Individuums innerhalb der Eihüllen bei den Säugethieren und Vögeln in einem gewissen Verhältniss zu der absoluten Körpergrösse, welche die betreffende Wirbelthier-Art erreicht. Doch ist diese letztere nicht allein die maassgebende Ursache der ersteren. Vielmehr kommen noch viele andere Umstände hinzu, welche die Dauer der individuellen Entwickelung innerhalb der Eihüllen beeinflussen[126]). Beim Amphioxus verlaufen die ersten und wichtigsten Keimungs-Vorgänge so erstaunlich rasch, dass schon nach 4 Stunden die Blastula, nach 6 Stunden die Gastrula und nach 24 Stunden das typische Wirbelthier fertig ist.

Auf alle Fälle erscheint die Zeitdauer der Ontogenese verschwindend kurz, wenn wir sie mit dem ungeheuren, unendlich langen Zeitraume vergleichen, innerhalb dessen die Phylogenese oder die allmähliche Entwickelung der Vorfahren-Reihe stattgefunden hat. Dieser Zeitraum misst nicht nach Jahren und Jahrhunderten, sondern nach Jahrtausenden und Jahrmillionen. In der That sind gewiss Jahrmillionen verstrichen, ehe sich aus dem uralten einzelligen Stamm-Organismus allmählich Stufe für Stufe der vollkommenste Wirbelthier-Organismus, der Mensch, historisch entwickelt hat. Die Gegner der Abstammungslehre, welche diese stufenweise Entwickelung der Menschenform aus niederen Thierformen und ihre ursprüngliche Abstammung von einem einzelligen Urthiere für ein unglaubliches Wunder erklären, denken nicht daran, dass sich ganz dasselbe Wunder bei der embryonalen Entwickelung jedes menschlichen Individuums thatsächlich in der kurzen Zeitspanne von neun Monaten vor unseren Augen vollzieht. Dieselbe Reihenfolge von mannichfach verschiedenen Gestalten, welche unsere thierischen Vorfahren im Laufe vieler Jahrmillionen durchlaufen haben, dieselbe Gestaltenfolge hat Jeder von uns in den ersten 40 Wochen (— eigentlich schon in den ersten 4 Wochen —) seiner individuellen Existenz im Mutterleibe durchlaufen.

Nun erscheinen uns aber alle organischen Form-Verwandlungen, alle Metamorphosen der Thier- und Pflanzen-Gestalten um so merkwürdiger und wunderbarer, je schneller sie vor sich gehen. Wenn daher unsere Gegner die historische Entwickelung des Menschengeschlechts aus niederen Thierformen für einen unglaublichen Vorgang erklären, so müssen sie die embryonale Entwickelung des

menschlichen Individuums aus der einfachen Eizelle im Vergleiche damit für ein noch viel unglaublicheres Wunder halten. Diese letztere, die ontogenetische Verwandlung, die sich vor unseren Augen vollzieht, muss in demselben Maasse wunderbarer als die phylogenetische erscheinen, in welchem die Zeitdauer der Stammesgeschichte diejenige der Keimesgeschichte übertrifft. Denn der menschliche Embryo muss den ganzen individuellen Entwickelungs-Process von der einfachen Zelle bis zum vielzelligen ausgebildeten Menschen mit allen seinen Organen in der kurzen Zeitspanne von 40 Wochen durchlaufen. Hingegen stehen uns für den gleichen phylogenetischen Entwickelungs-Process, für die Entwickelung der Vorfahren des Menschengeschlechts von der einfachsten einzelligen Stammform an, Millionen von Jahren zur Verfügung.

Was nun diese phylogenetischen Zeiträume selbst betrifft, so ist es unmöglich, die wirkliche Länge derselben nach Jahrhunderten oder auch nur nach Jahrtausenden annähernd zu bestimmen und absolute Zahlen-Maasse dafür festzustellen. Wohl aber sind wir schon seit langer Zeit durch die Untersuchungen der Geologen in Stand gesetzt, die relative Länge der verschiedenen einzelnen Zeitabschnitte der organischen Erdgeschichte abzuschätzen und zu vergleichen. Den unmittelbaren Maassstab für diese relative Maassbestimmung der geologischen Zeiträume liefert uns die Dicke der sogenannten neptunischen Erdschichten oder der „sedimentären Gebirgs-Formationen“, d. h. aller derjenigen Erdschichten, welche sich auf dem Boden des Meeres und der süssen Gewässer aus den dort abgesetzten Schlamm-Niederschlägen gebildet haben. Diese in Form von Kalkstein, Thonlagen, Mergel, Sandstein, Schiefer u. s. w. über einander geschichteten Sediment-Gesteine, welche die Hauptmasse der Gebirge zusammensetzen und oft viele Tausend Fuss Dicke erreichen, geben uns den Maassstab für die Abschätzung der relativen Länge der verschiedenen Erdbildungs-Perioden.

Der Vollständigkeit halber muss ich hier ein paar Worte über den Entwickelungsgang der Erde im Allgemeinen einschalten und die wichtigsten dabei zu berücksichtigenden Verhältnisse kurz hervorheben. Zuerst stossen wir hier auf den Hauptsatz, dass auf unserem Erdkörper das organische Leben zu einer bestimmten Zeit seinen Anfang hatte. Das ist ein Satz, welcher von keinem urtheilsfähigen Geologen und Biologen mehr bestritten wird. Wir wissen jetzt sicher, dass das organische Leben auf unserem Planeten wirklich einmal neu entstanden ist, und nicht, wie Einige behauptet haben, von Ewigkeit her existirte. Die

unwiderleglichen Beweise dafür liefert einerseits die physikalisch-astronomische Kosmogenie, anderseits die Ontogenie der Organismen. Ebensowenig als die Individuen, ebensowenig erfreuen sich die Arten und Stämme der Organismen eines ewigen Lebens[127]. Auch sie hatten einen endlichen Anfang. Alles Individuelle oder „Persönliche“ in der Welt ist eine vorübergehende Erscheinungs-Form. Den Zeitraum, welcher seit der Entstehung des ersten Lebens auf der Erde bis zur Gegenwart verflossen ist, und der uns hier allein interessirt, nennen wir kurz „die organische Erdgeschichte“, im Gegensatz zu jener „anorganischen Erdgeschichte“, die vor der Entstehung des ersten organischen Lebens abgelaufen ist. Ueber die letztere sind wir zuerst durch die naturphilosophischen Untersuchungen und Berechnungen unseres grossen kritischen Philosophen Immanuel Kant aufgeklärt worden, welche später Laplace mathematisch begründet hat. Eine ausführliche Darstellung derselben findet sich in Kant's „Allgemeiner Naturgeschichte und Theorie des Himmels“, sowie in dem ausgezeichneten Werke von Carus Sterne: „Werden und Vergehen“.

Die organische Erdgeschichte konnte erst beginnen, seitdem tropfbar-flüssiges Wasser auf der Erde existirte. Denn jeder Organismus ohne Ausnahme bedarf zu seiner Existenz des tropfbar-flüssigen Wassers und enthält in seinem Körper eine beträchtliche Quantität desselben. Unser eigener Körper enthält im ausgebildeten Zustande 70 Procent Wasser in den Geweben und nur 30 Procent feste Substanz. Noch grösser ist der Wassergehalt des Körpers beim Kinde, und am grössten beim Embryo. Auf frühen Stufen der Entwickelung enthält der menschliche Embryo über 90 Procent Wasser und nicht einmal 10 Procent feste Bestandtheile. Bei niederen Seethieren, namentlich bei gewissen Medusen, besteht der Körper sogar aus mehr als 99 Procent Seewasser und enthält noch nicht ein einziges Procent feste Substanz. Kein Organismus kann ohne Wasser existiren und seine Lebens-Functionen vollziehen. Ohne Wasser kein Leben!

Das tropfbar-flüssige Wasser, von dem somit die Existenz des Lebens in erster Linie abhängt, konnte aber auf unserer Erde erst entstehen, nachdem die Temperatur des glühenden Erdballs an der Oberfläche bis zu einem gewissen Grade gesunken war. Vorher existirte dasselbe nur in Dampfform. Sobald aber aus der Dampf-Hülle sich das erste tropfbare Wasser durch Abkühlung niedergeschlagen hatte, begann dasselbe seine geologische Wirksamkeit und hat seitdem bis zur Gegenwart in fortwährendem Wechsel an der

Umgestaltung der festen Erdrinde gearbeitet. Das Resultat dieser unaufhörlichen Arbeit des Wassers, das in Form von Regen und Hagel, Schnee und Eis, als reissender Strom und als brandende Meereswelle die Gesteine zertrümmert und auflöst, ist schliesslich die Bildung von Schlamm. Wie HUXLEY in seinen vortrefflichen Vorlesungen über „die Ursachen der Erscheinungen in der organischen Natur" [32]) sagt, ist die wichtigste Urkunde über die Geschichte der Vergangenheit unseres Erdballs der Schlamm; und die Frage von der Geschichte der vergangenen Weltalter löst sich auf in die Frage von der Bildung des Schlammes. Alle die geschichteten Gesteine, welche unsere Gebirgsmassen zusammensetzen, sind ursprünglich als Schlamm auf dem Boden der Gewässer abgelagert und erst später zu festem Gestein verdichtet worden.

Wie schon bemerkt wurde, kann man sich durch Zusammenstellung und Vergleichung der verschiedenen Gesteinsschichten von zahlreichen Stellen der Erdoberfläche eine annähernde Vorstellung von dem relativen Alter dieser verschiedenen Schichten machen. Schon seit längerer Zeit sind die Geologen demgemäss übereinstimmend zu der Annahme gelangt, dass eine ganz bestimmte historische Aufeinanderfolge der verschiedenen Formationen existirt. Die einzelnen über einander liegenden Schichtengruppen entsprechen verschiedenen auf einander folgenden Perioden der organischen Erdgeschichte, innerhalb welcher sie auf dem Meeresboden als Schlamm abgelagert wurden. Allmählich wurde dieser Schlamm zu festem Gestein verdichtet. Dieses wurde durch wechselnde Hebung und Senkung der Erdoberfläche über das Wasser erhoben und trat als Gebirge empor. Man unterscheidet in der Regel, entsprechend den grösseren und kleineren Gruppen dieser sedimentären Gebirgsschichten, vier oder fünf grössere Zeitabschnitte in der organischen Erdgeschichte. Diese Haupt-Perioden zerfallen dann wieder in zahlreichere untergeordnete Abschnitte oder kleinere Perioden. Gewöhnlich werden deren zwölf bis fünfzehn angenommen. Die relative Dicke der verschiedenen Schichtengruppen gestattet nun eine ungefähre Abschätzung der relativen Länge dieser verschiedenen Zeitabschnitte. Allerdings dürfen wir nicht etwa sagen: „Innerhalb eines Jahrhunderts wird durchschnittlich eine Schicht von bestimmter Dicke (etwa zwei Zoll) abgelagert, und deshalb ist eine Gebirgsschicht von tausend Fuss Dicke sechshundert Jahrtausende alt." Denn verschiedene Gebirgsformationen von gleicher Dicke können sehr verschiedene Zeiträume zu ihrer Ablagerung und Verdichtung gebraucht haben. Wohl aber können

wir aus der Dicke oder „Mächtigkeit“ der Formation einen ungefähren Schluss auf die relative Länge jeder Periode ziehen.

Von den vier oder fünf Hauptabschnitten der organischen Erdgeschichte, deren Kenntniss für unsere Phylogenie des Menschengeschlechts unerlässlich ist, wird der erste und älteste als primordiales oder archozoisches Zeitalter bezeichnet. Wenn man die gesammte Dicke oder Mächtigkeit aller aus dem Wasser abgelagerten Erdschichten zusammen im Durchschnitt jetzt auf ungefähr 130000 Fuss schätzt, so kommen allein auf diesen ersten Hauptabschnitt 70000 Fuss, mithin die grössere Hälfte der Dicke. Wir können daraus und aus anderen Gründen unmittelbar schliessen, dass der entsprechende primordiale oder archolithische Zeitraum, für sich allein genommen, bedeutend länger sein musste, als der ganze übrige lange Zeitraum vom Ende desselben an bis zur Gegenwart. Wahrscheinlich war das primordiale Zeitalter sogar noch bedeutend länger, als es nach dem angeführten Verhältniss von 7 : 6 scheinen könnte. Das primordiale Zeitalter zerfällt in drei untergeordnete Zeitperioden, welche als laurentische, cambrische und silurische Periode bezeichnet werden; entsprechend den drei Hauptgruppen von sedimentären Gesteins-Schichten, welche das gesammte archolithische Gebirge oder das sogenannte „Urgebirge“ aufbauen. Der ungeheure Zeitraum, während dessen diese colossalen, über 70000 Fuss dicken Urgebirgs-Schichten aus dem Urmeer abgelagert wurden, umfasst jedenfalls mehrere Millionen von Jahren. Während desselben entstanden durch Urzeugung die ältesten und einfachsten Organismen, mit denen überhaupt das Leben auf unserem Planeten begann: die Moneren. Aus ihnen entwickelten sich zunächst einzellige Organismen einfachster Art, Urpflanzen und Urthiere: Amoeben, Rhizopoden, Infusorien und andere Protisten. Während dieses archolithischen Zeitraumes entwickelten sich aber aus jenen auch die sämmtlichen wirbellosen Vorfahren des Menschengeschlechtes. Dieses letztere können wir aus der Thatsache schliessen, dass bereits gegen Ende der silurischen Periode sich einzelne Reste von versteinerten Fischen vorfinden: Selachier und Ganoiden. Diese sind aber viel höher organisirt und viel jünger als das niederste Wirbelthier, der Amphioxus, und als die zahlreichen, dem Amphioxus verwandten schädellosen Wirbelthiere, welche während jener Zeit gelebt haben müssen. Den letzteren selbst müssen nothwendig sämmtliche wirbellose Vorfahren des Menschengeschlechts vorausgegangen sein.

Achtzehnte Tabelle.

Uebersicht der paläontologischen Perioden oder der grösseren Zeitabschnitte der organischen Erdgeschichte.

I. Erster Zeitraum: **Archozoisches Zeitalter.** Primordial-Zeit.

(Zeitalter der Schädellosen und der Tangwälder.)

1. Aeltere Archolith-Zeit	oder	Laurentische Periode.
2. Mittlere Archolith-Zeit	-	Cambrische Periode.
3. Neuere Archolith-Zeit	-	Silurische Periode.

II. Zweiter Zeitraum: **Paläozoisches Zeitalter.** Primär-Zeit.

(Zeitalter der Fische und der Farnwälder.)

4. Aeltere Paläolith-Zeit	oder	Devonische Periode.
5. Mittlere Paläolith-Zeit	-	Steinkohlen-Periode.
6. Neuere Paläolith-Zeit	-	Permische Periode.

III. Dritter Zeitraum: **Mesozoisches Zeitalter.** Secundär-Zeit.

(Zeitalter der Reptilien und der Nadelwälder.)

7. Aeltere Mesolith-Zeit	oder	Trias-Periode.
8. Mittlere Mesolith-Zeit	-	Jura-Periode.
9. Neuere Mesolith-Zeit	-	Kreide-Periode.

IV. Vierter Zeitraum: **Cänozoisches Zeitalter.** Tertiär-Zeit.

(Zeitalter der Säugethiere und der Laubwälder.)

10. Aeltere Cänolith-Zeit	oder	Eocäne Periode.
11. Mittlere Cänolith-Zeit	-	Miocäne Periode.
12. Neuere Cänolith-Zeit	-	Pliocäne Periode.

V. Fünfter Zeitraum: **Anthropozoisches Zeitalter.** Quartär-Zeit.

(Zeitalter des Menschen und der Culturwälder.)

13. Aeltere Anthropolith-Zeit	oder	Eiszeit. Glaciale Periode.
14. Mittlere Anthropolith-Zeit	-	Postglaciale Periode.
15. Neuere Anthropolith-Zeit	-	Cultur-Periode.

(Die Culturperiode ist die historische Zeit oder die Periode der Ueberlieferungen.)

Neunzehnte Tabelle.

Uebersicht der paläontologischen Formationen oder der versteinerungsführenden Schichten der Erdrinde.

Terrains.	Systeme.	Formationen.	Synonyme der Formationen.
V. Anthropolithische Terrains oder anthropozoische (quartäre) Schichtengruppen	XIV. Recent (Alluvium)	36. **Präsent**	Oberalluviale
		35. **Recent**	Unteralluviale
	XIII. Pleistocän (Diluvium)	34. **Postglacial**	Oberdiluviale
		33. **Glacial**	Unterdiluviale
IV. Cänolithische Terrains oder cänozoische (tertiäre) Schichtengruppen	XII. Pliocän (Neutertiär)	32. **Arvern**	Oberpliocäne
		31. **Subapennin**	Unterpliocäne
	XI. Miocän (Mitteltertiär)	30. **Falun**	Obermiocäne
		29. **Limburg**	Untermiocäne
	X. Eocän (Alttertiär)	28. **Gyps**	Obereocäne
		27. **Grobkalk**	Mitteleocäne
		26. **Londonthon**	Untereocäne
III. Mesolithische Terrains oder mesozoische (secundäre) Schichtengruppen	IX. Kreide	25. **Weisskreide**	Oberkreide
		24. **Grünsand**	Mittelkreide
		23. **Neocom**	Unterkreide
		22. **Wealden**	Wälderformation
	VIII. Jura	21. **Portland**	Oberoolith
		20. **Oxford**	Mitteloolith
		19. **Bath**	Unteroolith
		18. **Lias**	Liasformation
	VII. Trias	17. **Keuper**	Obertrias
		16. **Muschelkalk**	Mitteltrias
		15. **Buntsand**	Untertrias
II. Paläolithische Terrains oder paläozoische (primäre) Schichtengruppen	VI. Permisches (Neurothsand)	14. **Zechstein**	Oberpermische
		13. **Neurothsand**	Unterpermische
	V. Carbonisches (Steinkohle)	12. **Kohlensand**	Obercarbonische
		11. **Kohlenkalk**	Untercarbonische
	IV. Devonisches (Altrothsand)	10. **Pilton**	Oberdevonische
		9. **Ilfracombe**	Mitteldevonische
		8. **Linton**	Unterdevonische
I. Archolithische Terrains oder archozoische (primordiale) Schichtengruppen	III. Silurisches	7. **Ludlow**	Obersilurische
		6. **Wenlock**	Mittelsilurische
		5. **Landeilo**	Untersilurische
	II. Cambrisches	4. **Potsdam**	Obercambrische
		3. **Longmynd**	Untercambrische
	I. Laurentisches	2. **Labrador**	Oberlaurentische
		1. **Ottawa**	Unterlaurentische

Wir können diesen ganzen Zeitabschnitt demnach als die Hauptperiode der „wirbellosen Vorfahren des Menschengeschlechtes" charakterisiren, oder wenn wir die ältesten Vertreter des Wirbelthier-Stammes selbst hervorheben wollen, als das Zeitalter der Schädellosen (*Acrania*). Während des ganzen archolithischen Zeitalters bis zur Silur-Zeit bestand die Bevölkerung unseres Planeten nur aus Wasser-Bewohnern: wenigstens ist bis jetzt noch kein einziger Rest von landbewohnenden Thieren und Pflanzen aus diesem Zeitraume bekannt geworden. Die ältesten Reste von landbewohnenden Organismen treten erst in der Silur-Periode auf.

Auf das primordiale Zeitalter folgt ein zweiter, beträchtlich langer Zeitabschnitt, der das paläozoische oder primäre Zeitalter genannt wird und ebenfalls in drei Perioden zerfällt: in die devonische, carbonische und permische Periode. Während der devonischen Periode wurde der „alte rothe Sandstein" oder das devonische System gebildet; während der carbonischen oder Steinkohlenzeit wurden die mächtigen Steinkohlenflötze abgelagert, die uns unser wichtigstes Brennmaterial liefern; in der permischen Periode endlich (oder der Dyas-Periode) wurde der neue rothe Sandstein und der Zechstein nebst dem Kupferschiefer gebildet. Die ungefähre Mächtigkeit dieser Schichtengruppen zusammengenommen wird auf höchstens 42000 Fuss geschätzt; einige nehmen noch etwas mehr, andere beträchtlich weniger an. Jedenfalls ist dieser paläolithische Zeitraum, als Ganzes genommen, bedeutend kürzer als der archolithische, hingegen bedeutend länger als alle noch darauf folgenden Zeiträume zusammengenommen. Die Gebirgsschichten, welche während dieses primären Zeitalters abgelagert wurden, liefern uns versteinerte Thier-Reste in grosser Menge: ausser zahlreichen Arten von Wirbellosen auch sehr viele Wirbelthiere, und zwar ganz überwiegend Fische. Schon während der devonischen, ebenso aber auch während der Steinkohlen- und der permischen Periode existirte eine so grosse Anzahl von Fischen, besonders von Urfischen (Haifischen) und Schmelzfischen, dass wir die ganze paläolithische Hauptperiode als das Zeitalter der Fische bezeichnen können. Insbesondere sind unter den paläozoischen Schmelzfischen oder Ganoiden die Crossopterygier, sowie die Ctenodipterinen (Dipneusten) von hoher Bedeutung.

Während dieses Zeitalters begannen aber auch schon einzelne Fische sich an das Landleben zu gewöhnen und gaben so der Amphibien-Klasse den Ursprung. Schon im Steinkohlensystem finden wir versteinerte Reste von fünfzehigen Amphibien, den älte-

sten landbewohnenden und luftathmenden Wirbelthieren. Die Mannichfaltigkeit dieser Amphibien wächst im permischen Zeitraum. Gegen Ende desselben erscheinen auch bereits die ersten Amnionthiere, die Stammeltern der drei höheren Wirbelthier-Klassen. Das sind eidechsenartige Rhynchocephalen und Pelycosaurier; *Proterosaurus* aus dem Kupferschiefer von Eisenach wurde zuerst bekannt. Die Entstehung der ältesten Amnioten, unter denen sich jedenfalls die gemeinsame Stammform der Reptilien, Vögel und Säugethiere befunden haben muss, wird in der That durch diese ältesten Reptilien-Reste gegen das Ende des paläolithischen Zeitalters verlegt. Die Vorfahren des Menschengeschlechtes werden mithin während dieses Zeitalters anfänglich durch echte Fische, später durch Lurchfische und Amphibien, und zuletzt durch die ältesten Amnionthiere, durch die Protamnioten vertreten gewesen sein.

An das paläozoische Zeitalter schliesst sich als dritter Hauptabschnitt der organischen Erdgeschichte das mesozoische oder secundäre Zeitalter an. Auch dieses wird wiederum in drei kleinere Abschnitte eingetheilt: in die Trias-, Jura- und Kreide-Periode. Die Mächtigkeit der Schichtengruppen, welche während dieser drei Perioden, vom Beginne der Trias-Zeit bis zum Ende der Kreide-Zeit, abgelagert wurden, beträgt zusammengenommen ungefähr gegen 15000 Fuss, also noch nicht die Hälfte von der Dicke der paläozoischen Ablagerungen. Während dieses Zeitalters fand innerhalb aller Abtheilungen des Thierreiches eine sehr üppige und mannichfaltige Entwickelung statt. Insbesondere im Wirbelthier-Stamme entwickelte sich eine Masse von neuen und interessanten Formen. Unter den Fischen treten zum ersten Male die Knochenfische auf. In ganz überwiegender Mannichfaltigkeit und Artenmenge aber erscheinen die Reptilien, unter denen die ausgestorbenen riesigen Drachen (Dinosaurier), die Seedrachen (Halisaurier) und die fliegenden Eidechsen (Pterosaurier) die merkwürdigsten und bekanntesten sind. Entsprechend dieser Herrschaft der Reptilien-Klasse bezeichnet man diesen Abschnitt wohl als das Zeitalter der Reptilien. Ausserdem aber entwickelte sich während dieses Zeitabschnittes auch die Klasse der Vögel, und zwar hat diese unzweifelhaft aus einer Abtheilung der eidechsenartigen Reptilien ihren Ursprung genommen. Das beweist die übereinstimmende Embryologie der Vögel und Reptilien, ihre vergleichende Anatomie, und unter anderem auch der Umstand, dass in dieser Periode noch versteinerte Vögel mit Zähnen in den Kiefern und mit Eidechsenschwanz lebten (Archaeopteryx, Odontornis).

Endlich trat während des mesozoischen Zeitraumes auch die vollkommenste und für uns wichtigste Wirbelthierklasse auf, die Klasse der Säugethiere. Die ältesten versteinerten Reste derselben sind in den jüngsten Trias-Schichten gefunden worden: Unterkiefer von kleinen Gabelthieren und Beutelthieren. Zahlreichere Reste finden sich etwas später im Jura, einzelne auch in der Kreide. Alle Reste von Säugethieren, welche wir aus diesem mesolithischen Zeitraume kennen, gehören zu den niederen Promammalien und Marsupialien; darunter haben sich ganz sicher auch Vorfahren des Menschen befunden. Hingegen ist noch kein einziger Ueberrest von einem höheren Säugethiere (einem Placentalthiere) aus diesem ganzen Zeitraume mit Sicherheit bekannt. Diese letzte Hauptabtheilung der Säugethiere, zu welcher auch der Mensch gehört, entwickelte sich erst später, gegen Ende desselben oder in der darauf folgenden Tertiärzeit.

Der vierte Hauptabschnitt der organischen Erdgeschichte, das tertiäre oder cänozoische Zeitalter, war von viel kürzerer Dauer als die vorhergehenden. Denn die Schichten, welche innerhalb dieses Zeitraumes abgelagert wurden, sind im Ganzen genommen nur ungefähr 3000 Fuss dick. Derselbe wird abermals in drei untergeordnete Abschnitte eingetheilt, welche man als eocäne, miocäne und pliocäne Periode bezeichnet. Innerhalb dieser Perioden fand die mannichfaltigste Entwickelung der höheren Thier- und Pflanzen-Klassen statt; die Fauna und Flora unseres Erdballs näherte sich jetzt immer mehr dem Charakter, den sie noch gegenwärtig besitzt. Insbesondere gewann nun die höchst entwickelte Thierklasse, diejenige der Säugethiere, das Uebergewicht. Man kann daher diese tertiäre Hauptperiode geradezu als das Zeitalter der Säugethiere bezeichnen. Jetzt erst tritt die vollkommenste Abtheilung derselben auf, diejenige der Placentalthiere, zu welcher auch das Menschengeschlecht gehört. Das erste Auftreten des Menschen, oder besser ausgedrückt: die Entwickelung des Menschen aus der nächstverwandten Affenform, fällt wahrscheinlich entweder in die miocäne oder pliocäne Periode, in den mittleren oder in den letzten Abschnitt des tertiären Zeitalters. Vielleicht ist auch, wie Andere annehmen, der eigentliche, d. h. der mit Sprache begabte Mensch, erst in dem darauf folgenden anthropozoischen Zeitalter aus dem sprachlosen Affenmenschen hervorgegangen.

In diesen fünften und letzten Hauptabschnitt der organischen Erdgeschichte fällt jedenfalls erst die vollständige Entwickelung und

Ausbreitung der verschiedenen Menschenarten, und eben desshalb hat man denselben das anthropozoische oder auch wohl das quartäre Zeitalter genannt. Allerdings können wir bei dem unvollkommenen Zustande unserer paläontologischen und urgeschichtlichen Kenntnisse jetzt noch nicht die Frage lösen, ob die Entwickelung des Menschengeschlechtes aus den nächst verwandten Affenformen erst im Anfange dieses anthropozoischen Zeitalters oder bereits um die Mitte oder gegen Ende des vorhergehenden tertiären Zeitraumes stattfand. Allein so viel ist wohl sicher, dass die eigentliche Entwickelung der menschlichen Cultur erst in das anthropozoische Zeitalter fällt, und dass dieses nur einen verschwindend kleinen Abschnitt von dem ganzen ungeheuren Zeitraume der organischen Erdgeschichte umfasst. Wenn man dies bedenkt, erscheint es als eine lächerliche Anmaassung des Menschen, dass er die kurze Spanne seiner Culturzeit als die „Weltgeschichte" bezeichnet. Diese sogenannte „Weltgeschichte" ist nach ungefährer Schätzung noch nicht ein halbes Procent von der Länge der ungeheuren Zeiträume, welche seit dem Beginne der organischen Erdgeschichte bis zur Gegenwart verflossen sind. Denn diese Weltgeschichte, oder richtiger die Völkergeschichte, ist selbst nur wieder die letzte Hälfte des anthropozoischen Zeitraumes, während die erste Hälfte desselben noch als vorhistorische Periode bezeichnet werden muss. Man kann daher diese letzte Hauptperiode, welche vom Ende der cänozoischen Periode bis zur Gegenwart reicht, auch nur insofern als das Zeitalter des Menschengeschlechts bezeichnen, als während desselben die Ausbreitung und Differenzirung der verschiedenen Menschen-Arten und Rassen stattfand, welche so mächtig umgestaltend auf die gesammte übrige organische Bevölkerung der Erde einwirkte.

Die menschliche Eitelkeit und der menschliche Hochmuth haben seit dem Erwachen des Menschenbewusstseins sich besonders in dem Gedanken gefallen, den Menschen als den eigentlichen Hauptzweck und das Ziel alles Erdenlebens, als den Mittelpunkt der irdischen Natur anzusehen, zu dessen Dienste und Nutzen das ganze übrige Getriebe der letzteren von einer „weisen Vorsehung" von Anfang an vorher bestimmt oder prädestinirt sei. Wie völlig unberechtigt diese anmaassenden anthropocentrischen Einbildungen sind, beweist Nichts schlagender, als die Vergleichung der Länge des anthropozoischen oder quartären Zeitalters mit derjenigen der vorhergehenden Zeiträume. Denn wenn auch das anthropolithische Zeitalter mehrere Hunderttausend Jahre umfassen mag, was bedeutet

diese Zeitspanne, verglichen mit den Millionen von Jahren, welche seit Beginn der organischen Erdgeschichte bis zum ersten Auftreten des Menschengeschlechts verflossen sind?

Wenn wir den gesammten Zeitraum der organischen Erdgeschichte, von der Urzeugung der ersten Moneren an bis auf den heutigen Tag, in hundert gleiche Theile theilen, und wenn wir dann, entsprechend dem relativen durchschnittlichen Dicken-Verhältniss der inzwischen abgelagerten Schichten-Systeme, die relative Zeitdauer jener fünf Hauptabschnitte oder Zeitalter nach Procenten annähernd berechnen, so erhalten wir für die letzteren ungefähr folgendes Längen-Verhältniss:

I.	Archolithische oder archozoische (primordiale) Zeit	53,6
II.	Paläolithische oder paläozoische (primäre) Zeit	32,1
III.	Mesolithische oder mesozoische (secundäre) Zeit	11,5
IV.	Cänolithische oder cänozoische (tertiäre) Zeit	2,3
V.	Anthropolithische oder anthropozoische (quartäre) Zeit	0,5
	Summa:	100,0

Anschaulicher noch zeigt Ihnen dieses relative Längen-Verhältniss der fünf Hauptperioden der organischen Erdgeschichte die gegenüberstehende Tabelle, in welcher die verhältnissmässige Dicke der innerhalb derselben abgelagerten Schichten-Systeme jenen Maassverhältnissen entsprechend angegeben ist. Sie sehen hier, wie der Zeitraum der sogenannten „Weltgeschichte“ nur eine verschwindende Zeitspanne gegenüber der unermesslichen Länge der früheren Zeitalter bildet, in welchen von menschlichen Existenzen auf unserem Planeten noch gar keine Rede war. Selbst das wichtige cänozoische Zeitalter oder die Tertiär-Zeit, innerhalb deren erst die Placentalthiere oder die höheren Säugethiere sich entwickelten, beträgt wenig über zwei Procent von der gesammten Länge der organischen Erdgeschichte [128]).

Bevor wir nun jetzt an unsere eigentliche phylogenetische Aufgabe herantreten, und gestützt auf unsere ontogenetischen Erfahrungen und auf das biogenetische Grundgesetz die paläontologische Entwickelungsgeschichte unserer thierischen Vorfahren innerhalb jener Zeiträume Schritt für Schritt verfolgen, lassen Sie uns noch einen kurzen Ausflug in ein anderes, scheinbar sehr verschiedenes und entferntes wissenschaftliches Gebiet unternehmen, dessen allgemeine Betrachtung die Lösung der jetzt an uns herantretenden schwierigen Fragen sehr erleichtern wird. Das ist das Gebiet der vergleichenden Sprachforschung. Seitdem Darwin durch seine Selections-Theorie neues Leben in die Biologie gebracht

Zwanzigste Tabelle.

Uebersicht der neptunischen versteinerungsführenden Schichten-Systeme der Erdrinde mit Bezug auf ihre verhältnissmässige durchschnittliche Dicke. (130 000 Fuss circa.)

IV. Cänolithische Schichten-Systeme. Circa 3000 Fuss.	XII. Pliocän, XI. Miocän, X. Eocän.	**Mammalien!** Placentalien.
III. Mesolithische Schichten-Systeme. Ablagerungen der Secundärzeit. Circa 15 000 Fuss.	IX. Kreide-System.	Proplacentalien.
	VIII. Jura-System.	Marsupialien.
	VII. Trias-System.	Promammalien.
II. Paläolithische Schichten-Systeme. Ablagerungen der Primärzeit. Circa 42 000 Fuss.	VI. Permisches System.	**Reptilien!** (Rhynchocephalen).
	V. Steinkohlen-System.	**Amphibien!** (Stegocephalen).
	IV. Devonisches System.	**Dipneusten!** (Ctenodipterinen).
I. Archolithische Schichten-Systeme. Ablagerungen der Primordialzeit. Circa 70 000 Fuss.	III. Silurisches System. Circa 22 000 Fuss.	**Fische!** (Ganoiden, Selachier). (Cyclostomen?).
	II. Cambrisches System. Circa 18 000 Fuss.	**Schädellose** (Prospondylien?). **Wirbellose** (Prochordonier?).
	I. Laurentisches System. Circa 30 000 Fuss.	**Helminthen?** **Gastraeaden?** **Protozoen?**

und überall die fundamentale Entwickelungs-Frage angeregt hat, seitdem ist schon vielfach und von sehr verschiedenen Seiten her auf die merkwürdige Uebereinstimmung hingewiesen worden, welche zwischen der Entwickelung der verschiedenen menschlichen Sprachen und derjenigen der organischen Arten besteht. Dieser Vergleich ist vollkommen berechtigt und sehr lehrreich. In der That giebt es wohl kaum eine treffendere Analogie, wenn man sich über viele schwierige und dunkle Verhältnisse in der Entwickelungsgeschichte der Species volle Klarheit verschaffen will. Denn die letztere wird durch dieselben Naturgesetze beherrscht und geleitet, wie der Entwickelungsgang der Sprachen.

Alle Sprachforscher, welche nur einigermaassen mit der Wissenschaft fortgeschritten sind, nehmen jetzt übereinstimmend an, dass alle menschlichen Sprachen sich langsam und allmählich aus einfachsten Anfängen entwickelt haben. Hingegen ist der wunderliche, noch vor fünfzig Jahren von angesehenen Autoritäten vertheidigte Satz, dass die Sprache ein „göttliches Geschenk“ sei, jetzt wohl ganz allgemein verlassen, und wird höchstens noch von Theologen und von solchen Leuten vertheidigt, die überhaupt von natürlicher Entwickelung keine Vorstellung haben. Angesichts der glänzenden Resultate der vergleichenden Sprachforschung muss man in der That sich die Augen mit beiden Händen zuhalten, wenn man die natürliche Entwickelung der Sprache nicht sehen will. Für den Naturforscher ist diese eigentlich selbstverständlich. Denn die Sprache ist eine physiologische Funktion des menschlichen Organismus, welche sich gleichzeitig mit ihren Organen, dem Kehlkopfe und der Zunge, und gleichzeitig mit den Gehirn-Funktionen entwickelt hat. Wir werden es daher auch ganz natürlich finden, wenn wir in der Entwickelungsgeschichte und in der Systematik der Sprachen ganz dieselben Verhältnisse wieder antreffen, wie in der Entwickelungsgeschichte und Systematik der organischen Arten oder Species. Die verschiedenen kleineren und grösseren Gruppen von Sprachformen, welche die vergleichende Sprachforschung als Ursprachen, Grundsprachen, Muttersprachen, Tochtersprachen, Dialekte, Mundarten u. s. w. unterscheidet, entsprechen in ihrer Entwickelungsweise vollständig den verschiedenen kleineren und grösseren Formen-Kategorien, welche wir im zoologischen und botanischen Systeme als Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen, Arten, Spielarten des Thierreiches und Pflanzenreiches classificiren. Das Verhältniss dieser verschiedenen, theils neben, theils über einander geordneten Gruppen-

stufen oder Kategorien des Systems ist in beiden Fällen ganz dasselbe; aber auch die Entwickelung derselben erfolgt hier wie dort in derselben Weise. Dieser lehrreiche Vergleich ist zuerst von einem unserer bedeutendsten vergleichenden Sprachforscher näher ausgeführt worden, von dem leider zu früh verstorbenen August Schleicher, der gleichzeitig ein kenntnissreicher Botaniker war. In seinen grösseren Werken finden Sie die „vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sprachen" ganz nach derselben phylogenetischen Methode behandelt, nach welcher wir in der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Thierformen verfahren. Speciell durchgeführt hat er dieselbe an dem Stamme der indogermanischen Sprachen, und in der kleinen Schrift über „Die Darwin'sche Theorie und die Sprachwissenschaft" durch einen interessanten Stammbaum des indogermanischen Sprachstammes erläutert [129]).

Wenn Sie mit Hülfe dieses Stammbaumes die Ausbildung der verschiedenen Sprachzweige, welche aus der gemeinsamen Wurzel der indogermanischen Ursprache sich entwickelt haben, verfolgen, so werden Sie ein ausserordentlich klares Bild von der Phylogenie derselben erhalten. Sie werden sich zugleich überzeugen, wie diese vielfach der Entwickelung der grösseren und kleineren Gruppen von Wirbelthieren analog ist, welche sich aus der gemeinsamen Stammform des Urwirbelthieres entwickelt haben. Jene uralte indogermanische Wurzelsprache hat sich zunächst in zwei Hauptstämme gesondert: einen slavogermanischen und einen arioromanischen Hauptstamm oder Urstamm. Der slavogermanische Urstamm gabelte sich dann wieder in eine germanische Ursprache und eine slavo-lettische Ursprache. Ebenso spaltete sich der arioromanische Urstamm in eine arische Ursprache und eine gräcoromanische Ursprache (S. 465). Verfolgen wir den Stammbaum dieser vier indogermanischen Ursprachen noch weiter, so finden wir, dass sich unsere uralte germanische Ursprache in drei Hauptzweige theilte, in eine scandinavische, eine gothische und eine deutsche Grundsprache. Aus der deutschen Grundsprache ging einerseits das Hochdeutsche, anderseits das Niederdeutsche hervor, zu welchem letzteren die verschiedenen friesischen, sächsischen und plattdeutschen Mundarten gehören. In ähnlicher Weise entwickelte sich die slavo-lettische Ursprache, die sich zunächst in eine baltische und in eine slavische Grundsprache theilte. Aus der baltischen Grundsprache gingen die lettischen, litauischen und altpreussischen Mundarten hervor. Aus der slavischen Grundsprache

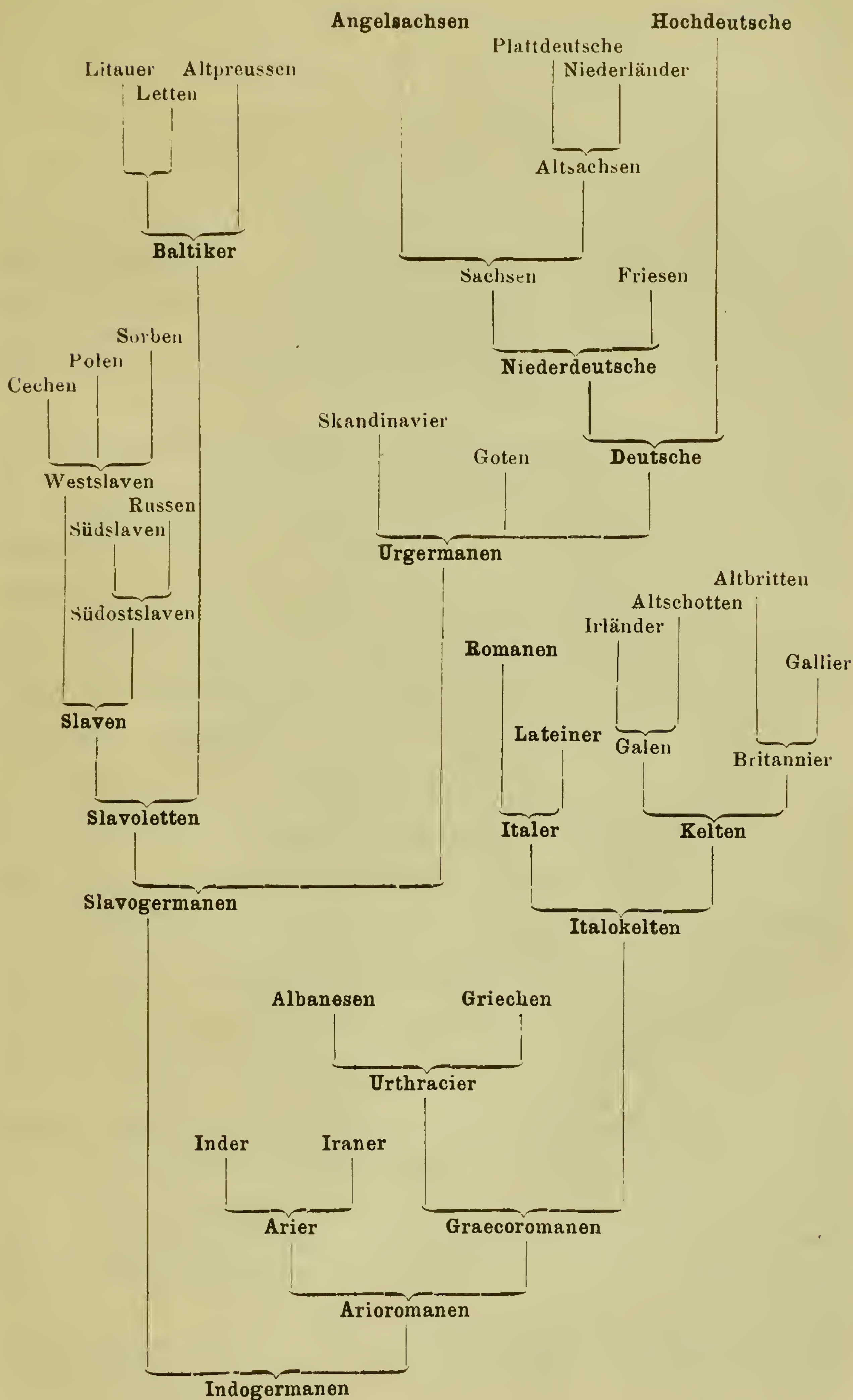
hingegen entwickelten sich einerseits im Südosten die russischen und südslavischen Mundarten, anderseits im Westen die polnischen und cechischen Mundarten.

Werfen wir anderseits noch einen Blick auf die Verzweigung des anderen Hauptstammes der indogermanischen Sprachen, auf den arioromanischen Urstamm, so treffen wir eine nicht minder reiche Verzweigung seiner beiden Hauptäste an. Die gräcoromanische Ursprache spaltete sich einerseits in die thracische Grundsprache (albanesisch-griechisch), anderseits in die italokeltische Grundsprache. Aus der letzteren haben sich abermals zwei divergirende Zweige hervorgebildet, im Süden der italische Sprachzweig (romanisch und lateinisch), im Norden der keltische Sprachzweig, aus welchem alle die verschiedenen britannischen (altbritischen, altschottischen, irischen) und gallischen Mundarten hervorgingen. Ebenso entstanden aus wiederholter Verzweigung der arischen Ursprache alle die zahlreichen iranischen und indischen Mundarten.

Die nähere Verfolgung dieses Stammbaumes der indogermanischen Sprachen ist in vieler Beziehung vom höchsten Interesse. Die vergleichende Sprachforschung, der wir die Erkenntniss desselben verdanken, bewährt sich dabei als eine echte Wissenschaft, als eine Naturwissenschaft! Ja, sie hat die phylogenetische Methode, mit der wir jetzt im Gebiete der Zoologie und Botanik die grössten Erfolge erzielen, auf ihrem Gebiete schon längst anticipirt. Ich kann hierbei die Bemerkung nicht unterdrücken, wie viel besser es um unsere allgemeine Bildung stehen würde, wenn in unseren Schulen die Sprachforschung (sicher eines der wichtigsten Bildungsmittel!) vergleichend betrieben würde, wenn an die Stelle unserer todten und trockenen Philologie die lebendige und vielseitig anregende „vergleichende Sprachlehre" treten würde. Diese letztere verhält sich zur ersteren ganz ebenso, wie die lebendige Entwickelungsgeschichte der Organismen zur todten Systematik der Arten. Wie viel mehr Interesse am Sprachstudium würden die Schüler in unseren Gymnasien gewinnen und wie viele lebendige Anschauungen nebenbei ernten, wenn sie nur die ersten Elemente der vergleichenden Sprachforschung lernten, statt mit der abschreckenden Composition lateinischer Aufsätze in ciceronianischem Style geplagt zu werden!

Ich bin hier desshalb etwas näher auf die „vergleichende Anatomie" und Entwickelungsgeschichte der Sprachen eingegangen, weil sie in ganz vorzüglicher Weise die Phylogenie der organischen Species erläutert. Wie Sie sehen, entsprechen nach Bau und Ent-

Einundzwanzigste Tabelle.
Stammbaum der indogermanischen Sprachen.



wickelung die Ursprachen, Muttersprachen, Tochtersprachen und Mundarten in der That vollständig den Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten des Thierreiches. Das „natürliche System" ist hier wie dort phylogenetisch. Wie wir durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie und durch die Paläontologie zu der festen Ueberzeugung geführt werden, dass alle ausgestorbenen und lebenden Wirbelthiere von einer gemeinsamen Grundform abstammen, so gelangen wir durch das vergleichende Studium der ausgestorbenen und lebenden indogermanischen Sprachen zu der unerschütterlichen Ueberzeugung einer gemeinsamen Abstammung aller dieser Sprachen von einer gemeinsamen Ursprache. Das ist die übereinstimmende monophyletische Ansicht aller bedeutenden Linguisten, welche dieses Gebiet bearbeitet haben und welche eines kritischen Urtheils fähig sind [130]).

Derjenige Punkt aber, auf den ich Sie bei diesem Vergleiche der verschiedenen indogermanischen Sprachzweige mit den verschiedenen Zweigen des Wirbelthierstammes ganz besonders aufmerksam machen möchte, ist der, dass Sie niemals die directen Descendenten mit den Seitenlinien, und ebenso niemals ausgestorbene Formen mit lebenden verwechseln dürfen. Diese Verwechselung geschieht sehr häufig, und unsere Gegner benutzen sehr oft die aus solchen Verwechselungen entspringenden irrthümlichen Vorstellungen, um die Descendenz-Theorie überhaupt zu bekämpfen. Wenn wir z. B. die Behauptung aufstellen, dass der Mensch vom Affen und dieser letztere vom Halbaffen, sowie der Halbaffe vom Beuthelthier abstamme, so denken sehr viele Leute dabei nur an die bekannten noch lebenden Arten dieser verschiedenen Säugethier-Ordnungen, welche ausgestopft in unseren Museen sich befinden. Unsere Gegner aber schieben uns selbst diese irrthümliche Auffassung unter, und behaupten mit mehr Hinterlist als Verstand, dass das ganz unmöglich sei; oder sie verlangen wohl gar, dass wir auf dem Wege des physiologischen Experimentes ein Känguruh in einen Halbaffen, diesen letzteren in einen Gorilla und den Gorilla in einen Menschen verwandeln sollen! Dieses Verlangen ist ebenso kindisch, als jene Auffassung irrig ist. Denn alle diese noch lebenden Formen haben sich mehr oder weniger von der gemeinsamen Stammform entfernt, und keine von ihnen kann dieselbe divergirende Nachkommenschaft erzeugen, welche jene Stammform vor Jahrtausenden wirklich erzeugt hat [131]).

Unzweifelhaft stammt der Mensch von einer ausgestorbenen Säugethier-Form ab, welche wir sicher in die Ordnung der

Affen stellen würden, wenn wir sie vor uns sehen könnten. Ebenso unzweifelhaft stammt dieser Uraffe wiederum von einem unbekannten Halbaffen und der letztere von einem ausgestorbenen Beutelthiere ab. Aber ebenso unzweifelhaft ist es, dass alle diese ausgestorbenen Ahnen-Formen nur ihrem wesentlichen inneren Bau nach und wegen der Uebereinstimmung in den entscheidenden anatomischen Ordnungs-Charakteren als Angehörige jener noch lebenden Säugethier-Ordnungen angesprochen werden dürfen. In der äusseren Form, in den Genus- und Species-Charakteren werden sie mehr oder weniger, vielleicht sogar sehr bedeutend von allen lebenden Vertretern jener Ordnungen verschieden gewesen sein. Denn es muss als ein ganz allgemeiner und natürlicher Vorgang in der phylogenetischen Entwickelung gelten, dass die Stammformen selbst mit ihren specifischen Eigenthümlichkeiten seit längerer oder kürzerer Zeit ausgestorben sind. Diejenigen Formen, welche ihnen unter den lebenden Arten am nächsten stehen, sind doch mehr oder weniger, vielleicht sehr wesentlich von ihnen verschieden. Es kann sich also bei unseren phylogenetischen Untersuchungen und bei der vergleichenden Betrachtung der noch lebenden divergirenden Nachkommen nur darum handeln, den näheren oder weiteren Abstand der letzteren von der Stammform zu bestimmen. Keine einzige ältere Stammform hat sich bis heute unverändert fortgepflanzt.

Ganz dasselbe Verhältniss treffen wir bei Vergleichung der verschiedenen ausgestorbenen und lebenden Sprachen wieder, welche sich aus einer und derselben gemeinsamen Ursprache entwickelten. Wenn wir in diesem Sinne unseren Stammbaum der indogermanischen Sprachen betrachten, so werden wir von vornherein schliessen dürfen, dass alle die älteren Ursprachen, Grundsprachen und Muttersprachen, als deren divergirende Töchter- und Enkel-Sprachen wir die heute lebenden Mundarten dieses Stammes betrachten müssen, seit längerer oder kürzerer Zeit ausgestorben sind. Und das ist auch in der That der Fall. Die arioromanische und die slavogermanische Hauptsprache sind längst völlig verschwunden, ebenso die arische und die gräcoromanische, die slavolettische und die germanische Ursprache. Aber auch deren Töchter und Enkelinnen sind längst ausgestorben, und alle heute lebenden indogermanischen Sprachen sind nur insofern verwandt, als sie divergirende Nachkommen von gemeinsamen Stammformen sind. Die einen Formen haben sich mehr, die anderen weniger von diesen ursprünglichen Stammformen entfernt.

Diese klar nachweisbare Thatsache erläutert vortrefflich das analoge Verhältniss in der Descendenz der Wirbelthier-Arten. Die phylogenetische „vergleichende Sprachforschung" unterstützt hier als mächtiger Bundesgenosse die phylogenetische „vergleichende Zoologie". Die erstere kann aber den Beweis viel directer führen, als die letztere, weil das paläontologische Material der Sprachforschung, nämlich die alten Schriftdenkmale der ausgestorbenen Sprachen, ungleich vollständiger erhalten sind, als das paläontologische Material der Zoologie, als die versteinerten Knochen und Abdrücke der Wirbelthiere. Je weiter Sie über dieses analoge Verhältniss nachdenken, desto mehr werden Sie sich überzeugen, wie zutreffend dasselbe ist.

Sie werden bald sehen, dass wir im Stande sind, den Stammbaum des Menschen nicht allein auf die niederen Säugethiere, sondern auch weiter hinab auf die Amphibien, noch weiter hinunter auf haifischartige Urfische, und endlich noch viel tiefer abwärts auf schädellose Wirbelthiere zurückzuführen, welche dem Amphioxus nahe standen. Wie Sie nun wohl einsehen werden, ist das niemals so zu verstehen, als ob der heute noch lebende Amphioxus, die heutigen Haifische, die heutigen Amphibien uns irgend eine genaue Vorstellung von dem äusseren Aussehen der betreffenden Stammformen geben könnten. Noch viel weniger ist es so zu verstehen, als ob der Amphioxus, oder irgend ein Haifisch der Gegenwart, oder irgend eine noch lebende Amphibien-Art eine wirkliche Stammform der höheren Wirbelthiere und des Menschen sei. Vielmehr ist jene wichtige Behauptung vernünftiger Weise stets nur so zu verstehen, dass die angeführten lebenden Formen Seitenlinien sind, welche den ausgestorbenen gemeinsamen Stammformen viel näher verwandt und viel ähnlicher geblieben sind, als alle anderen uns bekannten Thierformen. Sie sind ihnen in Bezug auf den charakteristischen inneren Körperbau so ähnlich geblieben, dass wir sie mit den unbekannten Stammformen zusammen in eine Klasse stellen würden, wenn wir letztere lebend vor uns hätten. Aber niemals haben sich directe Descendenten der Urform unverändert erhalten. Daher bleibt die Annahme ganz ausgeschlossen, dass unter den heute noch lebenden Thierarten directe Vorfahren des Menschengeschlechts in ihren charakteristischen äusseren Species-Formen zu finden wären. Das Wesentliche und Charakteristische, welches die lebenden Formen noch mit den gemeinsamen ausgestorbenen Stammformen mehr oder weniger eng verbindet, liegt im inneren Bau des Körpers, nicht in der äusseren Species-Form.

Die letztere ist durch Anpassung vielfach abgeändert. Der erstere hat sich durch Vererbung mehr oder weniger erhalten.

Die vergleichende Anatomie und Ontogenie führt den unwiderleglichen Beweis, dass der Mensch ein echtes Wirbelthier ist, und demnach muss auch der specielle Stammbaum des Menschen naturgemäss mit dem Stammbaum aller derjenigen Wirbelthiere zusammenhängen, welche mit ihm von derselben gemeinsamen Wurzel abstammen. Nun können wir aber aus vielen gewichtigen Gründen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie für alle Wirbelthiere nur einen gemeinsamen Ursprung annehmen, nur eine monophyletische Descendenz behaupten. Wenn überhaupt die Descendenz-Theorie richtig ist, so können alle Wirbelthiere mit Inbegriff des Menschen nur von einer einzigen gemeinsamen Stammform, von einer einzigen „Urwirbelthier"-Art abstammen. Daher wird der Stammbaum der Wirbelthiere zugleich der Stammbaum des Menschengeschlechts sein.

Unsere Aufgabe, den Stammbaum des Menschen zu erkennen, erweitert sich demnach zu der umfassenderen Aufgabe, den Stammbaum des ganzen Wirbelthier-Stammes zu construiren. Dieser hängt nun, wie Sie bereits aus der vergleichenden Anatomie und Ontogenie des Amphioxus und der Ascidie wissen, mit dem Stammbaum der wirbellosen Thiere zusammen, und zwar unmittelbar mit demjenigen der Wurmthiere, während kein Zusammenhang desselben mit den selbstständigen Thierstämmen der Gliederthiere, Weichthiere und Sternthiere nachzuweisen ist. Wenn wir nun weiterhin unseren Stammbaum mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Ontogenie durch verschiedene Stufen hinab bis zu den niedersten Würmern verfolgen, so gelangen wir unfehlbar zur Gastraea, jener höchst wichtigen Thierform, die uns das denkbar einfachste Urbild eines Thieres mit zwei Keimblättern vorführt. Die Gastraea selbst ist aus der einfachen vielzelligen Hohlkugel, Blastaea, entstanden, und diese letztere kann nur wieder aus jenem niedersten Kreise der einzelligen Thierformen ihren Ursprung genommen haben, welche unter dem Namen der Urthiere oder Protozoen zusammengefasst werden. Unter diesen haben wir bereits die für uns wichtigste Urform in Betracht gezogen: die einzellige Amoebe, deren ausserordentliche Bedeutung auf der Vergleichung mit der menschlichen Eizelle beruht. Damit haben wir den tiefsten von den unerschütterlichen Punkten erreicht, an welchem unser biogenetisches Grundgesetz unmittelbar

zu verwerthen ist, und an welchem wir aus dem embryonalen Entwickelungszustande direct auf die ausgestorbene Stammform schliessen können. Die amoeboide Beschaffenheit der jugendlichen Eizelle, sowie der einzellige Zustand, in welchem jeder Mensch als einfache Stammzelle oder Cytula sein individuelles Dasein beginnt, berechtigen uns zu der Behauptung, dass die ältesten Vorfahren des Menschengeschlechts einfache amoeboide Zellen waren.

Hier tritt uns aber die weitere Frage entgegen: „Wo sind im ersten Beginn der organischen Erdgeschichte, im Anfange der laurentischen Periode, die ältesten Amoeben hergekommen?“ Darauf giebt es nur eine Antwort: Die ältesten einzelligen Organismen können sich ursprünglich nur aus den einfachsten Organismen entwickelt haben, die wir kennen, aus den Moneren. Diese Ihnen bereits bekannten Moneren sind zugleich die einfachsten Organismen, die wir uns überhaupt denken können. Denn ihr ganzer Körper besitzt noch gar keine bestimmte Form und ist weiter Nichts als ein Stückchen „Urschleim“ oder Plasson, ein Klümpchen jener lebendigen, alle wesentlichen Lebensfunctionen bereits vollziehenden Eiweissmasse, die ursprünglich die materielle Basis des Lebens bildete. Wir kommen damit an die letzte, oder, wenn wir lieber wollen, an die erste Frage der Entwickelungsgeschichte, an die Frage von der ersten Entstehung der Moneren. Das ist aber zugleich die Frage nach dem ersten Ursprung des Lebens, die Frage von der Urzeugung (*Generatio spontanea* oder *aequivoca*).

Wir haben in diesen Vorträgen keine Zeit und auch keine Veranlassung, auf die schwierige Frage von der Urzeugung näher einzugehen. Ich muss Sie in dieser Beziehung auf meine „Natürliche Schöpfungsgeschichte“ (XV. Vortrag) und besonders auf das zweite Buch der „Generellen Morphologie“ verweisen, sowie auf die speciellen Erörterungen über „die Moneren und die Urzeugung“ in meinen „Studien über Moneren und andere Protisten“[132]). Dort habe ich meine persönliche Auffassung dieser wichtigen Frage sehr ausführlich begründet. Später (1884) hat dieselbe namentlich der berühmte Botaniker NAEGELI weiter ausgeführt. Hier will ich nur mit ein paar Worten das dunkle Problem von der ersten Entstehung des Lebens berühren und insoweit beantworten, als unsere principielle Auffassung der organischen Entwickelungsgeschichte davon berührt wird. In demjenigen bestimmten, scharf begrenzten Sinne, in welchem ich die Urzeugung oder *Generatio spontanea* vertheidige, und sie als eine unentbehrliche Hypothese für den ersten Anfang des Lebens auf der Erde in Anspruch nehmen muss,

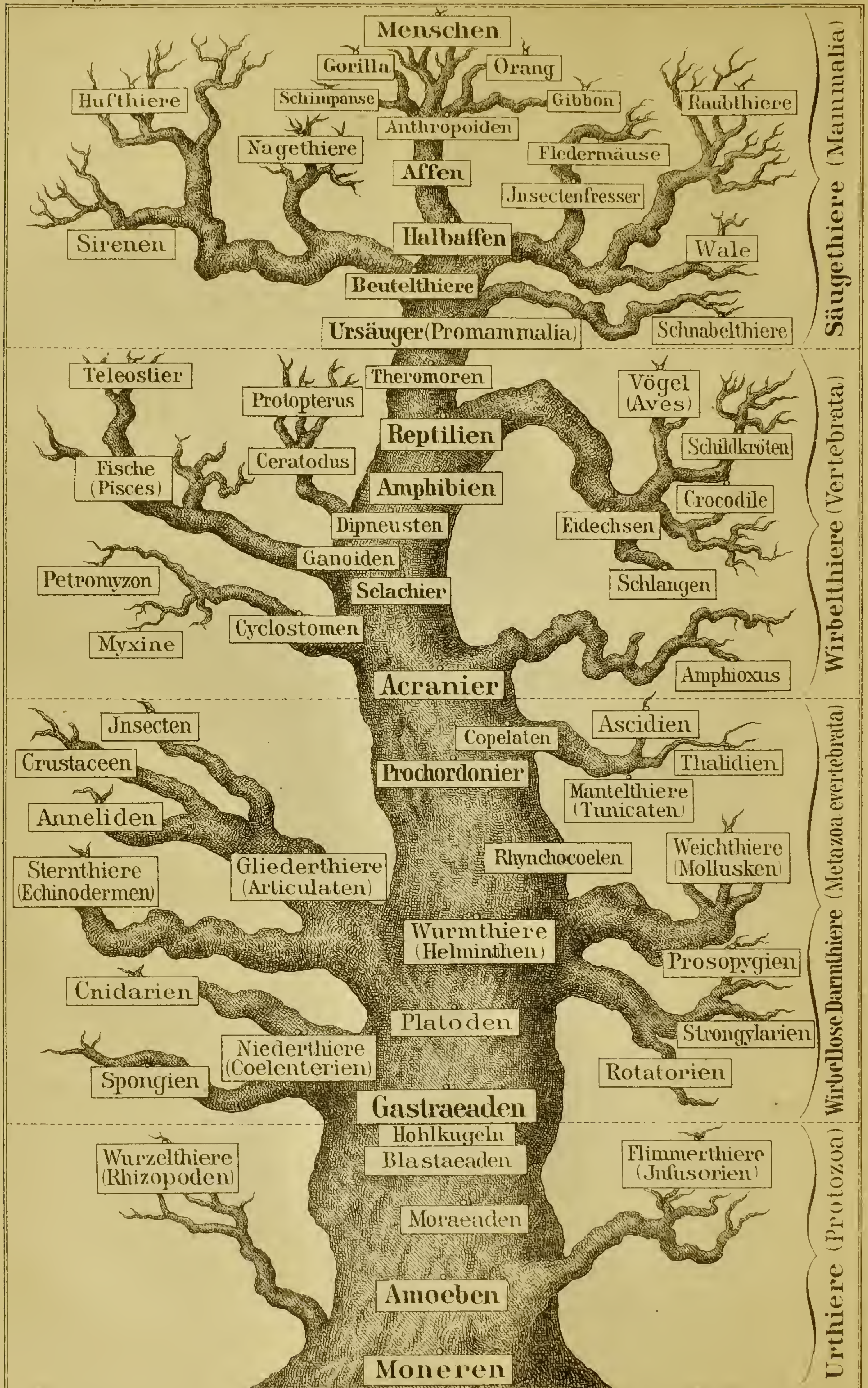
begreift sie lediglich die Entstehung der Moneren aus anorganischen Kohlenstoff-Verbindungen. Als zum ersten Male lebendige Naturkörper auf unserem bis dahin unbelebten Planeten auftraten, muss sich zunächst auf rein chemischem Wege aus rein anorganischen Kohlenstoff-Verbindungen jene höchst zusammengesetzte stickstoffhaltige Kohlenstoff-Verbindung gebildet haben, welche wir Plasson oder „Urschleim" nennen, und welche der älteste materielle Träger aller Lebensthätigkeiten ist. Die älteren Moneren entstanden im Meere durch Urzeugung, analog Krystallen, welche sich in der Mutterlauge bilden. Diese Annahme wird von dem nüchternen Causalitäts-Bedürfniss der menschlichen Vernunft gefordert. Denn wenn wir einerseits bedenken, dass die ganze anorganische Erdgeschichte nach mechanischen Gesetzen ohne irgend welche schöpferischen Eingriffe abläuft, und wenn wir anderseits erwägen, dass auch die gesammte organische Erdgeschichte durch gleiche mechanische Gesetze bedingt wird, wenn wir ferner sehen, dass es für die Entstehung der verschiedenen Organismen keines übernatürlichen Eingriffes irgend einer Schöpferkraft bedarf, dann ist es gewiss vollkommen ungereimt, einen solchen übernatürlichen schöpferischen Eingriff für die erste Entstehung des organischen Lebens auf unserer Erde anzunehmen.

Die vielbesprochene Urzeugungsfrage erscheint uns heute nur deshalb so sehr verwickelt, weil man eine Masse verschiedener und zum Theil ganz absurder Vorstellungen unter diesem Begriff der „Urzeugung" zusammengefasst, und weil man durch die rohesten Versuche dieselbe experimentell lösen zu können geglaubt hat. Widerlegt kann die Lehre von der Urzeugung auf dem Wege des Experimentes überhaupt nicht werden. Denn jedes Experiment mit negativem Erfolge beweist nur, dass unter den von uns angewendeten (— immer höchst künstlichen! —) Bedingungen kein Organismus aus anorganischen Verbindungen entstand. Bewiesen kann aber die Theorie von der Urzeugung durch das Experiment auch nur sehr schwierig werden; und wenn noch heute tagtäglich Moneren durch Urzeugung entstünden (was sehr möglich ist!), so würde der sichere empirische Nachweis dieses Vorganges äusserst schwierig, meistens wohl unmöglich sein. Wer aber für den ersten Ursprung des Lebens auf unserer Erde keine Urzeugung von Moneren in unserem Sinne annimmt, dem bleibt nichts Anderes übrig, als an ein übernatürliches Wunder zu glauben; und das ist in der That der verzweifelte Standpunkt, den noch heute viele sogenannte „exacte Naturforscher", ihre Vernunft preisgebend, einnehmen!

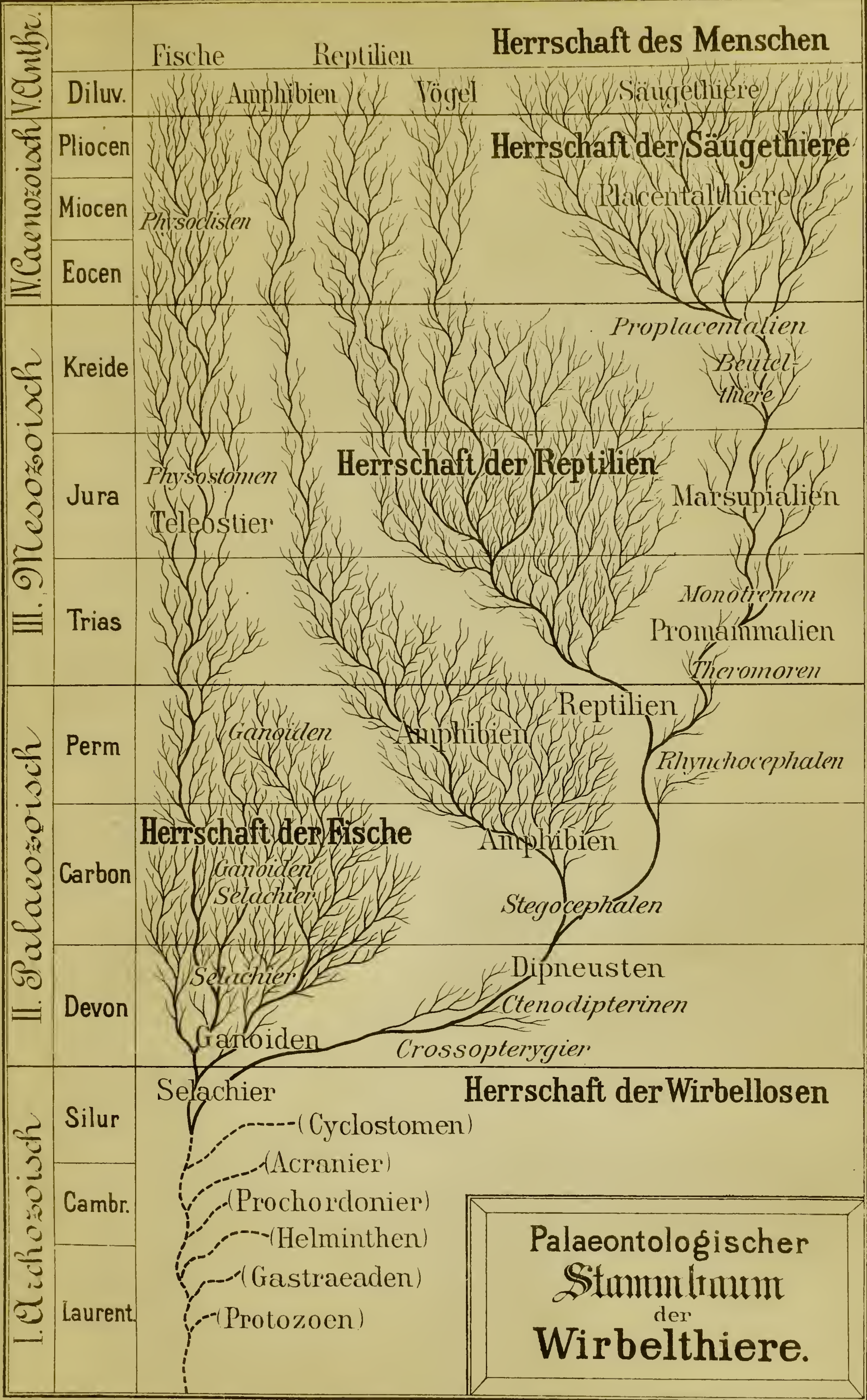
Allerdings hat ein berühmter englicher Physiker, William Thomson, die nothwendige Hypothese der Urzeugung durch die Annahme zu umgehen gesucht, dass die organischen Bewohner unserer Erde ursprünglich von Keimen abstammen, welche von lebendigen Bewohnern anderer Planeten herrühren, und welche zufällig mit abgeschleuderten Bruchstücken der letzteren, mit Meteorsteinen, auf die Erde gefallen seien. Diese Hypothese hat vielen Beifall gefunden und ist sogar von einem unserer berühmtesten Naturforscher, von Helmholtz unterstützt worden. Indessen ist dieselbe schon durch den scharfsinnigen Physiker Friedrich Zoellner widerlegt worden, in seinem ausgezeichneten naturphilosophischen Werke „Ueber die Natur der Cometen", einem kritischen Buche, welches überhaupt die werthvollsten „Beiträge zur Geschichte und Theorie der Erkenntniss" enthält[127]). Zoellner hat daselbst einleuchtend gezeigt, wie unwissenschaftlich diese Hypothese in doppelter Beziehung ist, erstens in logischer oder formaler Beziehung, und zweitens ihrem wissenschaftlichen Inhalte nach (l. c. p. XXVI). Zugleich weist derselbe ganz richtig darauf hin, wie unsere Hypothese der Urzeugung die nothwendige „Bedingung für die Begreiflichkeit der Natur nach dem Causalitätsgesetze" ist.

Ich wiederhole aber schliesslich ausdrücklich — nur für Moneren — nur für die structurlosen „Organismen ohne Organe" — dürfen wir die Hypothese der Urzeugung zu Hülfe nehmen. Jeder differenzirte, jeder aus Organen zusammengesetzte Organismus kann erst durch Differenzirung seiner Theile, mithin durch Phylogenesis, aus einem indifferenteren und niederen Organismus entstanden sein! Wir können also nicht einmal für die Entstehung der einfachsten Zelle jemals einen Urzeugungs-Process annehmen. Denn selbst die einfachste Zelle besteht aus mindestens zwei verschiedenen Bestandtheilen: aus dem inneren festeren Kern (*Nucleus*) und aus der äusseren, weicheren Zellsubstanz oder dem *Protoplasma*. Diese beiden differenten Theile können erst durch Sonderung aus dem indifferenten Plasson eines Moneres, also einer Cytode, entstanden sein. Gerade desshalb ist die Naturgeschichte der Moneren vom höchstem Interesse: denn sie allein ist im Stande, die principiellen Schwierigkeiten der Urzeugungsfrage zu beseitigen. Die noch heute lebenden Moneren führen uns thatsächlich solche organlose und structurlose Organismen vor Augen, wie sie im ersten Beginne des organischen Lebens auf der Erde durch Urzeugung entstanden sein müssen[133]).

Systematischer Stammbaum des Menschen.



F. Haeckel del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena



Palaeontologischer Stammbaum der Wirbelthiere.

E. Haeckel del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Neunzehnter Vortrag.

Unsere Protisten-Ahnen.

„Jetzt wird man freilich, wenn der Entwickelungsgang sich so unendlich einfach zeigt, finden, dass sich das Alles von selbst so verstehe und kaum der Bestätigung durch die Untersuchung bedurft hätte. Aber die Geschichte vom Ei des Columbus wiederholt sich täglich, und es kommt mir darauf an, es einmal auf den Ring gestellt zu haben. Wie langsam man übrigens in der Erkenntniss dessen, was sich von selbst versteht, fortschreitet, besonders wenn beachtenswerthe Autoritäten entgegenstehen, davon habe ich an mir selbst Erfahrungen genug gemacht.“

Carl Ernst von Baer (1828).

Induction und Deduction in der Phylogenie. Unvollständigkeit der phylogenetischen Urkunden: Palaeontologie, vergleichende Anatomie und Ontogenie. Die fünf ersten Ahnen-Stufen des menschlichen Stammbaums: Moneren, Amoeben, Moraeaden, Blastaeaden, Gastraeaden.

Inhalt des neunzehnten Vortrages.

Verhältniss des generellen Inductions-Gesetzes der Descendenz-Theorie zu den speciellen Deductions-Gesetzen der Descendenz-Hypothesen. Unvollständigkeit der drei grossen Schöpfungsurkunden, der Paläontologie, Ontogenie und vergleichenden Anatomie. Ungleiche Sicherheit der verschiedenen speciellen Descendenz-Hypothesen. Die Ahnen-Reihe des Menschen in 25 Stufen: 10 wirbellose Ahnen und 15 Wirbelthier-Ahnen. Vertheilung dieser 25 Stammformen auf die fünf Hauptabschnitte der organischen Erdgeschichte. Erste Ahnenstufe: Moneren. Das structurlose und homogene Plasson der Moneren. Differenzirung des Plasson in Nucleus und Protoplasma bei den Zellen. Cytoden und Zellen als zwei verschiedene Plastiden-Formen. Lebenserscheinungen der Moneren. Organismen ohne Organe. Zweite Ahnenstufe: Amoeben, einzellige Urthiere. Die amoeboiden Eizellen. Das Ei ist älter als das Huhn. Dritte Ahnenstufe: Synamoebium oder Moraea, ontogenetisch wiederholt durch die Morula. Vierte Ahnenstufe: Blastaea, ontogenetisch wiederholt durch die Blastula (Hohlkugel). Fünfte Ahnenstufe: Gastraea, ontogenetisch wiederholt durch die Gastrula. Entstehung der Gastraea durch Einstülpung der Blastaea. Prophysema und Gastrophysema, Gastraeaden der Gegenwart. Olynthus und Hydra.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1866. *Organismen und Anorgane. Schöpfung und Selbstzeugung.* (*V. und VI. Cap. der „Generellen Morphologie.“*)

Derselbe, 1868. *Studien über Moneren und andere Protisten.* (*Jena. Zeitschr. f. Naturw., IV. Bd., Monographie der Moneren.*)

Derselbe, 1871. *Die Catallacten, eine neue Protisten-Gruppe.* (*Jena. Zeitschr. für Naturw., VI. Bd.*)

Eduard Van Beneden, 1871. *Recherches sur l'évolution des Gregarines.* (*Bull. de l'Acad. royale Belge, Tom.* 31 *u.* 33.)

Franz Eilhard Schulze, 1874. *Rhizopoden-Studien.* (*Archiv für mikrosk. Anat., X. Bd.*)

Richard Hertwig, 1874. *Studien über Rhizopoden.* (*Archiv für mikrosk. Anat., X. Bd.*)

Otto Bütschli, 1880—1889. *Die Protozoen.* (*In Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs.*)

August Gruber, 1886. *Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen.* (*Freiburg. Ber. Nat. Ges., Bd. I, III.*)

Ernst Haeckel, 1877. *Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart.* (*Jena. Zeitschr. für Naturw., XI. Bd.*)

Derselbe, 1872. *Monographie der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien).*

Joseph Leidy, 1879. *Fresh-water Rhizopods (Unit. States Geolog. Survey).*

Ernst Haeckel, 1873—1884. *Studien zur Gastraea-Theorie.* (*Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VIII, IX, XI, XVIII.*)

XIX.

Meine Herren!

An der Hand des leitenden biogenetischen Grundgesetzes und auf Grund der gewonnenen Schöpfungsurkunden wenden wir uns jetzt der interessanten Aufgabe zu, die thierischen Stammformen des Menschengeschlechts der Reihe nach zu ergründen. Um nun hier möglichst sicher zu gehen, müssen wir uns vor allem der verschiedenen Verstandes-Operationen bewusst werden, welche wir bei dieser naturphilosophischen Untersuchung zur Anwendung bringen. Diese Erkenntniss-Operationen sind theils inductiver, theils deductiver Natur; theils Schlüsse aus zahlreichen Einzel-Erfahrungen auf ein gemeinsames Gesetz; theils Rückschlüsse aus diesem allgemeinen Gesetz auf einzelne besondere Fälle.

Eine inductive Wissenschaft ist die gesammte Stammesgeschichte als Ganzes. Denn die ganze Abstammungs-Theorie, als ein unentbehrlicher und höchst wesentlicher Bestandtheil der universalen Entwickelungslehre, ist auf lauter Inductionen gegründet. Aus der Gesammtheit der biologischen Vorgänge im Pflanzenleben, im Thierleben und im Menschenleben haben wir uns die sichere inductive Vorstellung gebildet, dass die Gesammtheit der organischen Bevölkerung unseres Erdballs sich nach einem einheitlichen Entwickelungsgesetze gebildet hat. Dieses Entwickelungsgesetz hat unter der Hand von LAMARCK, DARWIN und deren Nachfolgern die bestimmte Form der Descendenz-Theorie angenommen. Alle die interessanten Erscheinungen, welche uns die Ontogenie und Paläontologie, die vergleichende Anatomie und Dysteleologie, die Chorologie und Oecologie der Organismen darbieten, — alle die wichtigen allgemeinen Gesetze, welche wir aus den Erscheinungen dieser verschiedenen Wissenschaften abstrahiren, und welche unter sich in einem innigen, harmonischen Zusammenhange stehen — sie alle sind die breiten inductiven Grundlagen jenes grössten biologischen Inductions-Gesetzes. Weil alle die unendlich mannichfaltigen

Erscheinungs-Massen dieser verschiedenen Gebiete in ihrem inneren Zusammenhange sich einzig und allein durch die Descendenz-Theorie erklären und begreifen lassen, desshalb müssen wir diese letztere für ein umfassendes Inductions-Gesetz halten.

Wenn wir nun aber dieses Inductions-Gesetz wirklich zur Anwendung bringen, und mit seiner Hülfe die Abstammung der einzelnen Organismen-Arten zu ergründen suchen, so müssen wir nothgedrungen uns phylogenetische Hypothesen bilden, welche einen wesentlich deductiven Charakter tragen, welche Rückschlüsse aus der allgemeinen Descendenz-Theorie auf den einzelnen besonderen Fall sind. Diese speciellen Deductions-Schlüsse sind aber nach den unerbittlichen Gesetzen der Logik auf unserem Erkenntniss-Gebiete gerade so berechtigt, so nothwendig, so unentbehrlich, wie die generellen Inductions-Schlüsse, aus denen sich die gesammte Entwickelungs-Theorie aufbaut. Auch die Lehre von den thierischen Stammformen des Menschengeschlechts ist ein solches specielles Deductions-Gesetz, welches mit logischer Nothwendigkeit aus dem generellen Inductionsgesetze der Descendenz-Theorie folgt[134]).

Wie gegenwärtig allgemein, sowohl von den Anhängern, wie von den Gegnern der Abstammungslehre zugegeben wird, haben wir bezüglich der Entstehung des Menschengeschlechts jetzt nur noch die Wahl zwischen zwei grundverschiedenen Annahmen: wir müssen uns entweder zu dem Glauben bequemen, dass alle verschiedenen Arten von Thieren und Pflanzen, und ebenso auch der Mensch, unabhängig von einander durch den übernatürlichen Process einer göttlichen „Schöpfung“ entstanden sind, welcher als solcher sich der wissenschaftlichen Betrachtung überhaupt entzieht — oder wir sind gezwungen, die Descendenz-Theorie in ihrem ganzen Umfange anzunehmen, und in gleicher Weise wie die verschiedenen Thier- und Pflanzenarten, so auch das Menschengeschlecht von einer uralten einfachsten Stammform abzuleiten. Ein Drittes zwischen diesen beiden Annahmen giebt es nicht. Entweder blinden Schöpfungsglauben, oder wissenschaftliche Entwickelungs-Theorie! Bei Annahme der letzteren, welche bei naturwissenschaftlicher Auffassung des Weltalls allein möglich ist, sind wir durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie in den Stand gesetzt, die menschliche Ahnenreihe in der gleichen Weise annähernd bis zu einem gewissen Grade zu erkennen, wie das auch bei allen übrigen Organismen mehr oder weniger der Fall ist.

Nun wird Ihnen bereits durch unsere bisherigen Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie des Menschen und der anderen Wirbelthiere vollkommen klar geworden sein, dass wir den Stammbaum des Menschengeschlechts zunächst nur im Wirbelthier-Stamme suchen können. Es kann gar kein Zweifel darüber existiren, dass (wenn überhaupt die Descendenz-Theorie richtig ist!) sich der Mensch als echtes Wirbelthier entwickelt hat, dass er aus einer und derselben gemeinsamen Stammform mit allen übrigen Wirbelthieren entstanden ist. Diese specielle Deduction ist als vollkommen gesichert zu betrachten; vorausgesetzt natürlich die Richtigkeit des Inductions-Gesetzes der Descendenz-Theorie. Kein einziger Anhänger der letzteren kann gegen diesen wichtigen Deductions-Schluss einen Zweifel erheben. Wir können ferner innerhalb des Wirbelthier-Stammes eine Reihe von verschiedenen Formen namhaft machen, welche als Vertreter verschiedener auf einander folgender phylogenetischer Entwickelungsstufen, oder als verschiedene Glieder unserer Ahnenreihe, mit Sicherheit betrachtet werden können. Anderseits können wir mit der gleichen Bestimmtheit nachweisen, dass sich der Wirbelthier-Stamm als Ganzes aus einer Gruppe von niederen wirbellosen Thierformen hervorgebildet hat; und auch unter diesen können wir wieder mit mehr oder weniger Klarheit eine Reihe von Gliedern der Vorfahren-Kette erkennen.

Wir wollen jedoch gleich hier ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass die Sicherheit dieser verschiedenen Descendenz-Hypothesen, die auf lauter speciellen Deductions-Schlüssen beruhen, höchst ungleich ist. Einzelne dieser Schlüsse stehen schon jetzt unerschütterlich fest; andere sind umgekehrt sehr zweifelhaft; bei noch anderen wird es von dem subjectiven Maasse der Kenntnisse und der Schlussfähigkeit des Naturforschers abhängen, welchen Grad von Wahrscheinlichkeit er denselben beimessen will. Jedenfalls haben Sie immer wohl zu unterscheiden zwischen der absoluten Sicherheit der generellen (inductiven) Descendenz-Theorie und der relativen Sicherheit der speciellen (deductiven) Descendenz-Hypothesen. Wir können allerdings niemals mit derselben Sicherheit, mit welcher wir die Descendenz-Theorie als die einzige wissenschaftliche Erklärung der organischen Gestaltungen betrachten, die ganze Ahnen-Reihe oder Vorfahren-Kette eines Organismus feststellen. Vielmehr wird der specielle Nachweis aller Stammformen im Einzelnen stets mehr oder weniger unvollständig und hypothetisch bleiben. Das ist auch ganz natürlich. Denn alle die maassgebenden Schöpfungs-Urkunden, auf welche wir uns stützen, sind

in hohem Maasse unvollständig und werden immer unvollständig bleiben; gerade so wie in der vergleichenden Sprachforschung.

Im höchsten Maasse unvollständig ist vor allen die ursprünglichste aller Schöpfungsurkunden, die Paläontologie. Wir wissen, dass alle Versteinerungen, welche wir kennen, nur einen verschwindend geringen Bruchtheil von der Masse der Thierformen und Pflanzenformen ausmachen, welche überhaupt gelebt haben. Auf je eine uns in versteinertem Zustande erhaltene ausgestorbene Art kommen wahrscheinlich Hunderte, vielleicht aber Tausende von ausgestorbenen Arten, die uns keine Spur ihrer Existenz hinterlassen haben. Diese ausserordentliche und höchst bedauerliche Unvollständigkeit der paläontologischen Schöpfungsurkunden, welche nicht genug hervorgehoben werden kann, ist ganz leicht erklärbar. Durch die Verhältnisse, unter welchen die Versteinerung organischer Reste vor sich geht, ist sie mit Nothwendigkeit bedingt. Zum Theil erklärt sie sich auch aus unserer unvollkommenen Kenntniss dieses Gebietes. Sie müssen bedenken, dass die grosse Mehrzahl aller geschichteten Gesteine, welche die Gebirgsmassen unserer Erdrinde zusammensetzen, uns noch gar nicht erschlossen ist. Von den zahllosen Versteinerungen, welche in den ungeheuren Gebirgsketten von Asien und Afrika verborgen sind, kennen wir erst kleine Proben. Nur ein Theil von Europa und Nord-Amerika ist genauer erforscht. Die Gesammtsumme der in unseren Sammlungen vorhandenen und uns genau bekannten Versteinerungen entspricht gewiss noch nicht dem hundertsten Theile der Versteinerungen, die wirklich in unserer Erdrinde verborgen sind. Wir können hier also in Zukunft noch eine reiche Ernte von wichtigen Aufschlüssen erwarten. Aber trotzdem wird unsere paläontologische Schöpfungs-Urkunde (aus Gründen, welche ich im XVI. Vortrage meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" ausführlich erörtert habe) immer höchst lückenhaft bleiben.

Nicht weniger unvollständig ist die zweite, höchst wichtige Schöpfungs-Urkunde, diejenige der Ontogenie. Für die specielle Phylogenie ist sie die wichtigste von allen. Dennoch aber hat auch sie ihre grossen Mängel und lässt uns oft ganz im Stich. Hier müssen wir vor allen scharf zwischen den palingenetischen und cenogenetischen Erscheinungen unterscheiden, zwischen dem ursprünglichen „Entwickelungs-Auszug" und der späteren „Entwickelungs-Störung". Wir dürfen nie vergessen, dass die Gesetze der abgekürzten und der gestörten Vererbung den ursprünglichen Entwickelungsgang vielfach bis zur Unkenntlichkeit verdecken. Nur in seltenen Fällen ist die Recapitulation der Phylogenie durch

die Ontogenie ziemlich vollständig. Meistens sind gerade die frühesten und wichtigsten Stadien der Keimesgeschichte stark abgekürzt und zusammengezogen. Die jugendlichen Entwickelungsformen haben sich selbst vielfach neuen Verhältnissen angepasst und sind dadurch verändert worden. Der Kampf um's Dasein hat auf die verschiedenen, frei lebenden und noch unentwickelten Jugendformen ebenso mächtig umbildend eingewirkt, wie auf die entwickelten und reifen Formen. Daher wird namentlich bei der Keimung der höheren Thierformen die Palingenese durch die Cenogenese sehr bedeutend eingeschränkt; hier liegt gewöhnlich heutzutage nur noch ein ganz verwischtes und vielfach gestörtes Bild der ursprünglichen Entwickelungsweise ihrer Vorfahren vor uns. Nur mit grosser Vorsicht und Kritik dürfen wir aus ihrer Keimesgeschichte direct auf ihre Stammesgeschichte schliessen. Ausserdem ist uns auch die Keimesgeschichte selbst erst bei sehr wenigen Arten bis jetzt vollständig bekannt.

Endlich ist auch leider die höchst wichtige Schöpfungsurkunde der vergleichenden Anatomie sehr unvollständig, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil überhaupt die sämmtlichen gegenwärtig lebenden Thierarten nur einen sehr kleinen Bruchtheil von der ganzen Masse verschiedener Thierformen bilden, welche von Anbeginn der organischen Erdgeschichte bis zur Gegenwart gelebt haben. Die Gesammtzahl dieser letzteren können wir sicher auf mehr als eine Million Species schätzen. Die Zahl derjenigen Thiere, deren Organisation die vergleichende Anatomie heute bereits genauer erforscht hat, ist im Verhältniss dazu sehr gering. Auch hier wird uns die ausgedehntere Forschung der Zukunft noch ungeahnte Schätze öffnen.

Angesichts dieser offenkundigen Unvollständigkeit unserer wichtigsten Schöpfungsurkunden müssen wir uns natürlich wohl hüten, in der Stammesgeschichte des Menschen zu grosses Gewicht auf einzelne bekannte Thierformen zu legen und alle in Betracht zu ziehenden Entwickelungsstufen mit gleicher Sicherheit als Stammformen zu betrachten. Vielmehr werden wir bei hypothetischer Aufstellung unserer Ahnenreihe stets wohl zu berücksichtigen haben, dass die einzelnen hypothetischen Stammformen unter sich einen sehr verschiedenen Werth bezüglich der Sicherheit unserer Erkenntniss besitzen. Sie werden schon aus dem Wenigen, was wir gelegentlich der Ontogenesis über die entsprechenden phylogenetischen Formen bemerkten, entnommen haben, dass einige Keimformen ganz sicher als Wiederholung entsprechender Stammformen angesehen werden können. Als den ersten und

wichtigsten Formzustand dieser Art haben wir die menschliche Eizelle und die daraus durch Befruchtung entstehende Stammzelle erkannt. Aus der schwerwiegenden Thatsache, dass der ursprüngliche Keim des Menschen gleich dem Keim aller anderen Thiere im Beginn eine einfache Zelle ist, lässt sich mit grösster Sicherheit der bedeutungsvolle Schluss ziehen, dass eine einzellige Stammform existirt hat, aus welcher sich alle vielzelligen Thiere mit Inbegriff des Menschen entwickelt haben. Eine zweite bedeutungsvolle Keimform, welche offenbar eine uralte Stammform wiederholt, ist die Keimblase oder Blastula, jene einfache Hohlkugel, deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht, der Keimhaut besteht. Ein dritter, ausserordentlich wichtiger Formzustand der Keimesgeschichte, welcher ganz sicher und direct auf die Stammesgeschichte bezogen werden kann, ist die Gastrula. Diese höchst interessante Larvenform zeigt uns bereits den Thierleib aus zwei Keimblättern zusammengesetzt und schon mit dem fundamentalen Primitivorgan, dem Darmcanal, ausgestattet. Da nun der gleiche zweiblättrige Keimzustand mit der primitiven Anlage des Darmcanals bei allen verschiedenen Thierstämmen (mit einziger Ausnahme der einzelligen Urthiere) allgemein verbreitet ist, so können wir daraus wohl sicher auf eine gemeinsame Stammform der ersteren schliessen, welche der Gastrula gleich gebildet war, Gastraea. Nicht minder bedeutungsvoll für unsere Phylogenie des Menschen sind die höchst wichtigen ontogenetischen Formzustände desselben, welche wir als Coelomula, Chordula u. s. w. kennen gelernt haben, und welche gewissen Würmern, Schädellosen, Fischen u. s. w. entsprechen. Auf der anderen Seite existiren freilich zwischen diesen ganz sicheren und höchst werthvollen phylogenetischen Anhaltspunkten, auf die wir immer zurückkommen werden, grosse und bedauerliche Lücken der Erkenntniss; diese erklären sich aber hinreichend aus den schon genannten Gründen, aus der Unvollständigkeit der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und der Ontogenie.

Bei den ersten Versuchen, welche ich in meiner „Generellen Morphologie" und „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" zur Construction der menschlichen Ahnenreihe unternahm, habe ich anfänglich 10, später 25 verschiedene Thierformen an einander gereiht, welche mit mehr oder weniger Sicherheit als thierische Vorfahren des Menschengeschlechts betrachtet werden können, und welche in der langen Entwickelungsreihe vom einzelligen Organismus bis zum Menschen hinauf gewissermaassen als die bedeutendsten Hauptabschnitte der Entwickelung anzusehen sind[135]). Von diesen 20—

25 Thierstufen kommen etwa 9—10 auf die ältere Abtheilung der wirbellosen Thiere, 15—16 auf die jüngere Abtheilung der Wirbelthiere. Wie sich diese 25 wichtigsten Stammformen unserer Vorfahren-Kette ungefähr auf die 5 Hauptabschnitte der organischen Erdgeschichte vertheilen, zeigen Ihnen die Tabellen auf S. 461 und S. 524. Danach kommt ungefähr die Hälfte von jenen 25 Entwickelungsstufen (nämlich die 12 ältesten Ahnen) auf das archolithische Zeitalter, auf jenen ersten Hauptabschnitt der organischen Erdgeschichte, welcher die grössere Hälfte derselben einnimmt, und während dessen fast ausschliesslich wasserbewohnende Organismen existirten. Die 13 übrigen Stammformen kommen auf die 4 übrigen Hauptabschnitte, und zwar 6 auf das paläolithische, 3 auf das mesolithische, 4 auf das cänolithische Zeitalter. In dem letzten, dem anthropolithischen Zeitalter existirt bereits der Mensch.

Wenn wir nun jetzt den schwierigen Versuch unternehmen, den phylogenetischen Entwickelungsgang dieser 25 menschlichen Ahnenstufen von Anbeginn des Lebens an zu ergründen, und wenn wir es wagen, den dunklen Schleier zu lüften, der die ältesten Geheimnisse der organischen Erdgeschichte bedeckt, so müssen wir zweifellos den ersten Anfang des Lebens unter denjenigen wunderbaren Lebewesen suchen, die wir „Moneren“ nennen; sie sind die einfachsten uns bekannten Organismen und zugleich die einfachsten, die wir uns denken können. Denn ihr ganzer Körper besteht in vollkommen ausgebildetem Zustande lediglich aus einem kleinen Stückchen von structurlosem Plasma, „Urschleim“ oder Plasson, jener ungemein wichtigen stickstoffhaltigen Kohlenstoffverbindung, welche jetzt allgemein als das unentbehrliche materielle Substrat aller activen Lebenserscheinungen gilt. Die Erfahrungen der letzten drei Decennien haben uns mit wachsender Sicherheit zu der Ueberzeugung geführt, dass überall, wo ein Naturkörper die activen Lebenserscheinungen der Ernährung, der Fortpflanzung, der willkürlichen Bewegung und der Empfindung zeigt, immer eine stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindung aus der chemischen Gruppe der Eiweisskörper thätig ist und das materielle Substrat darstellt, durch welches diese Lebensthätigkeiten vermittelt werden. Mag man sich nun in monistischem Sinne die Function unmittelbar als die Wirkung des materiellen Substrates vorstellen, oder mag man „Stoff und Kraft“ in dualistischem Sinne als getrennte Dinge betrachten, so viel steht fest, dass wir keinen lebendigen Organismus bis jetzt beobachtet haben, in welchem nicht die Ausübung der Lebensthätigkeiten an die Anwesenheit eines

Plasma-Körpers unabänderlich geknüpft wäre. Bei den Moneren aber, den einfachsten Organismen, die wir uns denken können, besteht eben der ganze Körper einzig und allein aus Plasson, entsprechend dem „Urschleim" der älteren Naturphilosophie.

Man pflegt gewöhnlich die weiche, schleimartige Plasson-Substanz des Moneren-Körpers als „*Protoplasma*" zu bezeichnen und demnach mit der Zell-Substanz der gewöhnlichen Thier- und Pflanzenzellen zu identificiren. Wie jedoch namentlich Eduard Van Beneden in seinen trefflichen Arbeiten über die Gregarinen klar hervorgehoben hat, müssen wir streng genommen zwischen dem Plasson der Cytoden und dem Protoplasma der Zellen wohl unterscheiden. Diese Unterscheidung ist für die Entwickelungsgeschichte von principieller Bedeutung. Wie schon früher gelegentlich erwähnt wurde, müssen wir zwei verschiedene Entwickelungsstufen unter jenen „Elementar-Organismen" annehmen, welche als Bildnerinnen oder Plastiden die organische Individualität der ersten Ordnung darstellen. Die ältere und niedere Stufe sind die Cytoden, deren ganzer Körper bloss aus einerlei eiweissartiger Substanz besteht, aus gleichartigem Plasson oder „Bildungsstoff". Die jüngere und höhere Stufe sind die Zellen, bei denen bereits eine Sonderung oder Differenzirung des ursprünglichen Plasson in zweierlei verschiedene bildende Substanzen eingetreten ist, in das *Karyoplasma* des inneren Zellenkerns (*Nucleus*), und das *Cytoplasma* des äusseren Zellenleibes (*Cytosoma*). (Vergl. S. 113, 152.)

Die Moneren sind einfachste permanente Cytoden. Ihr ganzer Körper besteht bloss aus weichem, structurlosem Plasson. Wenn wir denselben noch so genau mit Hülfe unserer feinsten chemischen Reagentien und unserer schärfsten optischen Hülfsmittel untersuchen, so können wir doch keine bestimmten Form-Bestandtheile, keine morphologische Structur darin unterscheiden. Daher sind diese Moneren im eigentlichen Sinne des Wortes „Organismen ohne Organe"; ja, im strengeren philosophischen Sinne dürfte man sie eigentlich nicht mehr „Organismen" nennen, weil sie eben keine Organe besitzen. Sie können nur insofern noch Organismen genannt werden, als sie die organischen Lebenserscheinungen der Ernährung und Fortpflanzung, der Empfindung und Bewegung zu bewirken im Stande sind. Wollten wir versuchen, *a priori* einen denkbar einfachsten Organismus zu construiren, so würden wir immer auf ein solches Moner zurückkommen müssen.

Obgleich nun bei allen echten Moneren der Körper wirklich nur aus einem solchen lebendigen Plasson-Stückchen besteht, so können wir

dennoch unter den verschiedenen Moneren mehrere Gattungen und Arten unterscheiden; und zwar nach der verschiedenen Art und Weise, in welcher sich diese Körperchen bewegen und fortpflanzen. Die kleinsten von allen Moneren sind die berühmten Bacterien (*Bacillus*, *Vibrio*, u. s. w.), die gefürchteten Erzeuger von vielen der gefährlichsten Krankheiten. Diese winzigen, kugeligen oder stäbchenförmigen Moneren bewegen sich rotirend (wahrscheinlich mittelst einer schwingenden Geissel) und vermehren sich sehr rasch durch Quertheilung. Bei den Lobomoneren hingegen (*Protamoeba*, Fig. 231), bildet der formlose Körper während seiner Bewegung immer nur wenige, kurze und stumpfe Fortsätze, welche fingerartig vortreten, ihre Gestalt und Grösse langsam ändern, sich aber nicht



Fig. 231. **Ein Moner (Protamoeba)** in der Fortpflanzung begriffen. *A* Das ganze Moner, welches nach Art einer gewöhnlichen Amoebe sich mittelst veränderlicher Fortsätze bewegt. *B* Dasselbe zerfällt durch eine mittlere Einschnürung in zwei Hälften. *C* Jede der beiden Hälften hat sich von der anderen getrennt und stellt nun ein selbstständiges Individuum dar. (Stark vergröss.)

verästeln. Bei den Rhizomoneren (*Protomyxa*, *Myxastrum*) treten aus der Oberfläche des beweglichen Körperchens sehr zahlreiche, lange und feine, meist fadenförmige Fortsätze hervor, welche sich unregelmässig verästeln, mit ihren frei beweglichen Enden verschlingen und netzartig zusammenfliessen. Innerhalb dieser weichen schleimartigen Plasson-Netze gehen fortwährend langsame Strömungen vor sich, wie bei den echten kernhaltigen Rhizopoden. Wir können ein solches Moner mit einem fein pulverisirten Farbstoffe (z. B. Karmin- oder Indigo-Pulver) füttern, indem wir letzteren in dem Wassertropfen vertheilen, in welchem sich das Moner unter dem Mikroskope befindet. Dann sehen wir, wie die Farbstoffkörnchen zunächst an der Oberfläche des schleimigen Körpers haften bleiben, wie sie dann in das Innere desselben allmälich eindringen und dort in ganz unregelmässiger Weise umhergetrieben werden. Die einzelnen kleinsten Theilchen oder Moleküle des Moneren-Leibes, die wir mit einem Worte „Plastidule“ [136]) oder Micellen nennen, verschieben sich an einander, verändern ihre gegenseitige Lage und bewirken dadurch auch eine Ortsveränderung der aufgenommenen Farbstofftheilchen. Diese Ortsveränderung beweist zugleich positiv, dass hier nicht etwa eine uns noch ver-

borgene feinere Structur vorhanden ist. Man könnte nämlich einwerfen, dass die Moneren in Wahrheit nicht structurlos seien, sondern nur eine so feine Organisation besässen, dass sie wegen der unzureichenden Stärke unserer Vergrösserungsgläser nicht wahrnehmbar sei. Dieser Einwand ist aber desshalb nicht stichhaltig, weil wir in jedem Augenblicke vermöge jener Fütterungs-Versuche das Eindringen fremder geformter Körperchen in die verschiedenen Theile des Moneren-Körpers und ihre völlig regellose Verschiebung in allen Theilen desselben nachweisen können. Ausserdem nehmen wir zugleich wahr, dass die unbeständigen Fadennetze welche durch Verästelung der Protoplasma-Fäden und Verschmelzung der zusammenfliessenden Aeste gebildet werden, in jedem Augenblicke ihre Configuration ändern; gerade so wie bei den Rhizopoden und den Fadennetzen des Protoplasma im Innern von Pflanzenzellen. Der festflüssige Plasson-Leib der Moneren ist also in Wahrheit homogen und structurlos; jeder Theil ist dem anderen gleich. Jeder Theil kann Nahrung aufnehmen und verdauen, jeder Theil ist reizbar und empfindlich; jeder Theil kann sich selbstständig bewegen; und jeder Theil ist endlich auch der Fortpflanzung und Regeneration fähig.

Die Fortpflanzung der Moneren geschieht stets nur auf ungeschlechtlichem Wege. Bei der Protamoeba (Fig. 231) zerfällt jedes Individuum, nachdem es durch Wachsthum eine gewisse Grösse erreicht hat, einfach in zwei gleiche Stücke. In der Mitte des Körpers entsteht eine Einschnürung, ähnlich wie bei der Zellentheilung. Die Brücke zwischen beiden Hälften wird immer dünner (*B*) und reisst endlich mitten durch (*C*). Ebenso gehen auch bei den Bacterien durch Selbsttheilung aus einem einfachsten Individuum zwei neue Individuen hervor. Andere Moneren ziehen sich, nachdem sie zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind, in Kugelform zusammen und schwitzen eine gallertartige schützende Hülle aus; innerhalb dieser Hülle erfolgt ein Zerfall der ganzen Plasson-Kugel, entweder in vier gleiche Stücke (*Vampyrella*) oder in eine grosse Anzahl von kleineren Kügelchen (*Protomonas*, *Protomyxa*; vergl. Taf. I der VIII. Aufl. der Natürlichen Schöpfungsgeschichte). Nach einiger Zeit fangen diese Kügelchen an sich zu bewegen, sprengen durch ihre Bewegung die Hülle und treten heraus, indem sie sich mittelst eines langen, dünnen, fadenförmigen Fortsatzes schwimmend umherbewegen. Auch diese „Geissel-Sporen“ sind völlig structurlos und von gleicher Grösse. Jedes Stückchen geht durch einfaches Wachsthum wiederum in die reife Form über.

Die Entstehung und Bedeutung dieser lebendigen structurlosen Plasson-Körper regt zu vielerlei Fragen und Gedanken an, insbesondere betreffs der **Urzeugung**. Dass für die Entstehung der ersten Plastiden auf unserem Erdkörper die Annahme der Urzeugung eine **nothwendige** Hypothese ist, haben wir bereits früher erörtert (S. 470). Wir müssen dieselbe hier um so mehr vertheidigen, als wir in den Moneren diejenigen einfachsten Organismen kennen gelernt haben, deren Entstehung durch Urzeugung beim heutigen Zustande unserer Wissenschaft keine principiellen Schwierigkeiten mehr darbietet. Denn **die Moneren stehen in der That vollkommen auf der Grenze zwischen organischen und anorganischen Naturkörpern**[138]).

An die einfache Cytodenform der Moneren schliesst sich als zweite Ahnenstufe im Stammbaum des Menschen (und ebenso aller übrigen Thiere) zunächst die **einfache Zelle** an, und zwar jene indifferenteste Zellenform, welche als **Amoebe** noch heutzutage ihr selbstständiges Einzelleben führt. Denn der erste und älteste organische Differenzirungs-Process, welcher den homogenen und structurlosen Plasson-Leib der Moneren betraf, führte die Sonderung desselben in zwei verschiedene Substanzen herbei: in *Karyoplasma* und *Cytoplasma*. Das **Karyoplasma** oder die primäre „Kernsubstanz" ist der innere festere Bestandtheil und bildet den **Zellen-Kern** oder *Nucleus*. Das **Cytoplasma** hingegen, oder die primäre „Zellsubstanz", ist der äussere weichere Bestandtheil und bildet den **Zellen-Leib** oder *Cytosoma*. Durch diesen ausserordentlich wichtigen Scheidungs-Process, durch die Differenzirung des Plasson in *Nucleus* und *Cytosoma*, entstand aus der structurlosen **Cytode** die organisirte **Zelle**, aus der **kernlosen** Plastide die **kernhaltige** Plastide. Dass die ersten Zellen, welche auf unserem Erdballe erschienen, in dieser Weise durch Differenzirung aus den Moneren entstanden, ist eine Vorstellung, welche für uns bei dem heutigen Zustand unserer histologischen Kenntnisse vollkommen zulässig erscheint. Denn wir können diesen ältesten histologischen Differenzirungs-Process noch heutzutage unmittelbar in der Ontogenese mancher niederen Protisten (z. B. der Gregarinen) unmittelbar beobachten.

Die **einzellige Keimform**, welche die ursprüngliche Eizelle und später die daraus durch Befruchtung entstandene Stammzelle uns vor Augen führt, haben wir schon früher als die Wiederholung einer entsprechenden **einzelligen Stammform** gedeutet und dieser letzteren die Organisation einer **Amoebe** zugeschrieben.

(Vergl. den VI. Vortrag.) Denn die formlose Amoebe, wie sie noch heute weit verbreitet in den süssen und salzigen Gewässern unseres Erdballes selbstständig lebt, ist als das indifferenteste und ursprünglichste unter den mancherlei einzelligen Urthieren zu betrachten (Fig. 232). Da nun die unreifen ursprünglichen Eizellen (wie sie sich als „Ur-Eier“ oder *Protova* im Eierstock der Thiere finden) von gewöhnlichen Amoeben gar nicht zu unterscheiden sind, so durften wir gerade die Amoebe als diejenige einzellige phylogenetische Urform bezeichnen, welche durch den ontogenetischen Urzustand der „amoeboiden Eizelle“ noch heute nach dem biogenetischen Grundgesetze wiederholt wird. Als Beweis der auffallenden Uebereinstimmung beider Zellen wurde damals gelegentlich angeführt, dass bei manchen Schwämmen oder Spongien früher die wirklichen Eier dieser Thiere als parasitische Amoeben beschrieben worden sind (Fig. 233). Man fand im Inneren des Schwamm-Körpers

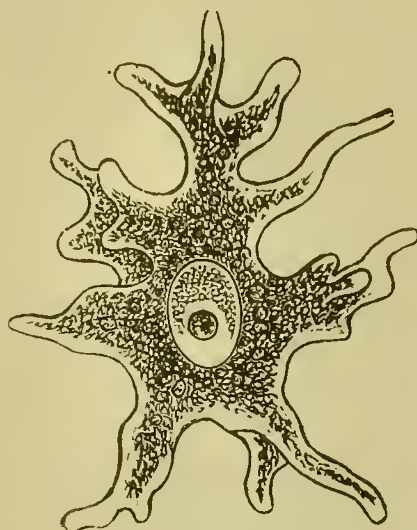


Fig. 232.

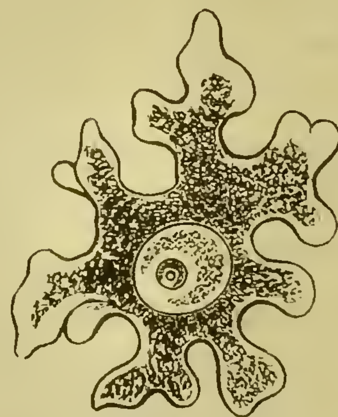


Fig. 233.

Fig. 232. **Eine kriechende Amoebe** (stark vergrössert). Der ganze Organismus hat den Formwerth einer einfachen nackten Zelle und bewegt sich mittelst der veränderlichen Fortsätze umher, welche von ihrem Protoplasma-Körper ausgestreckt und wieder eingezogen werden. Im Innern liegt der helle rundliche Zellkern.

Fig. 233. **Eizelle eines Kalkschwammes** (*Calcolynthus*). Die Eizelle bewegt sich kriechend im Körper des Schwammes umher, indem sie formwechselnde Fortsätze ausstreckt, wie eine gewöhnliche Amoebe.

grosse einzellige Organismen nach Art der Amoeben umherkriechend und hielt sie für Schmarotzer desselben. Erst nachher entdeckte man, dass diese „parasitischen Amoeben“ die wahren Eier der Schwämme sind, und dass sich aus ihnen die jungen Schwamm-Individuen entwickeln. In der That sind aber diese Eizellen der Spongien manchen gewöhnlichen Amoeben in Grösse und Habitus, Beschaffenheit des Kernes und charakteristischer Bewegungsform der

beständig wechselnden Scheinfüsse so ähnlich, dass man beide ohne Kenntniss ihrer Herkunft nicht unterscheiden kann.

Unsere phylogenetische Deutung der Eizelle und ihre Zurückführung auf die uralte Ahnenform der Amoebe führt uns zugleich zur definitiven Lösung des alten scherzhaften Räthselwortes: Ob das Ei früher da war oder das Huhn? Wir können jetzt dieses Sphinx-Räthsel, mit welchem unsere Gegner oft die Entwickelungs-Theorie in die Enge treiben wollen, ganz einfach dahin beantworten: Das Ei war viel früher da als das Huhn. Freilich war aber das Ei ursprünglich nicht als Vogel-Ei da, sondern als indifferente amoeboide Zelle von einfachster Form. Das Ei lebte Jahrtausende lang selbstständig als einfachster einzelliger Organismus, als Amoebe. Erst nachdem die Nachkommenschaft dieser einzelligen Urthiere sich zu vielzelligen Thierformen entwickelt, und nachdem diese sich geschlechtlich differenzirt hatten, erst dann entstand aus der amoeboiden Zelle das Ei in dem heutigen physiologischen Sinne des Wortes. Auch dann war das Ei zuerst Gastraea-Ei, dann Platoden-Ei, darauf Helminthen-Ei und Chordarier-Ei; später Acranier-Ei, dann Fisch-Ei, Amphibien-Ei, Reptilien-Ei und zuletzt erst Vogel-Ei. Das heutige Vogel-Ei also, wie es unsere Hühner uns täglich legen, ist ein höchst complicirtes historisches Product, das Resultat zahlloser Vererbungs-Processe, welche sich im Laufe vieler Millionen Jahre abgespielt haben[139]).

Als eine besonders wichtige Erscheinung ist schon früher der Umstand hervorgehoben worden, dass die ursprüngliche Eiform, wie sie sich zuerst im Eierstock der verschiedenen Thiere zeigt, überall dieselbe ist, eine indifferente Zelle von einfachster amoeboider Beschaffenheit, von unbestimmter und veränderlicher Gestalt. Man ist nicht im Stande, in diesem ersten, frühesten Jugendzustande, unmittelbar nachdem die individuelle Eizelle durch Theilung mütterlicher Eierstockszellen entstanden ist, irgend welche wesentlichen Unterschiede derselben bei den verschiedensten Thieren wahrzunehmen (vergl. Fig. 12, S. 116). Erst später, nachdem die ursprünglichen Eizellen oder die Ur-Eier (*Protova*) verschiedenartigen Nahrungsdotter aufgenommen, sich mit mannichfach gebildeten Hüllen umgeben und anderweitig differenzirt haben, erst wenn sie dergestalt sich in Nach-Eier (*Metova*) verwandelt haben, kann man sie häufig bei den verschiedenen Thierklassen unterscheiden. Diese Eigenthümlichkeiten der ausgebildeten Nach-Eier oder der reifen und befruchtungsfähigen Eier sind aber natür-

lich erst secundäre Erwerbungen, durch Anpassung an die verschiedenen Existenzbedingungen des Eies selbst und des eibildenden Thieres entstanden.

Die beiden ersten und ältesten Ahnen-Formen unseres Geschlechts, welche wir jetzt betrachtet haben, das Moner und die Amoebe, sind (vom morphologischen Gesichtspunkte aus betrachtet) einfache Organismen oder Individuen erster Ordnung, Plastiden. Alle folgenden Stufen unserer Vorfahren-Kette hingegen sind zusammengesetzte Organismen oder Individuen höherer Ordnung: sociale Verbände einer Mehrzahl von Zellen. Die ältesten von diesen, die wir unter dem Namen der Moraeaden oder Synamoebien als dritte Stufe unseres Stammbaumes aufführen, sind ganz einfache Gesellschaften von lauter gleichartigen indifferenten Zellen: Amoeben-Gemeinden. Um über die Natur und Entstehung dieser Protozoen-Colonien oder Coenobien Gewissheit zu erhalten, brauchen wir bloss die ersten ontogenetischen Producte

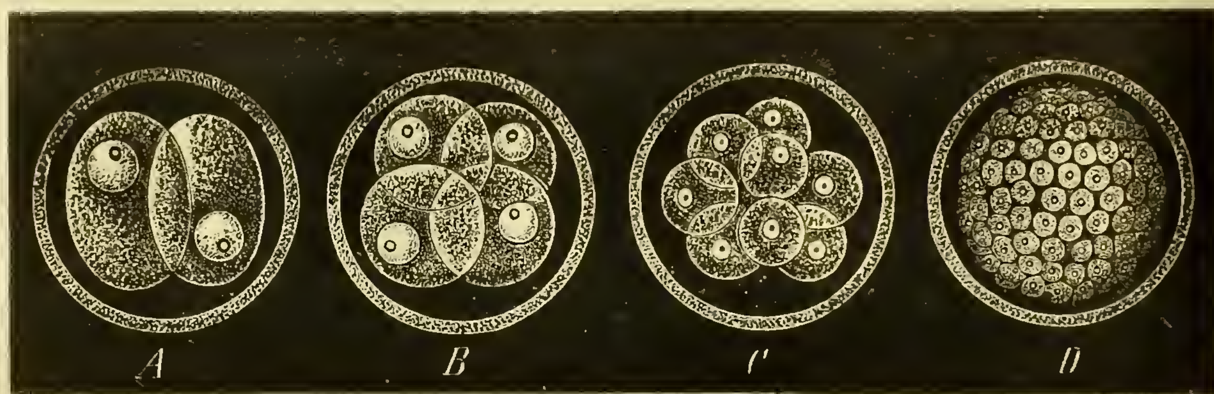


Fig. 234.



Fig. 235.

Fig. 234. **Ursprüngliche oder primordiale Eifurchung.** Die Stammzelle oder Cytula, welche durch Befruchtung aus der Eizelle entstanden ist, zerfällt durch wiederholte regelmässige Theilung zuerst in zwei Zellen (*A*), dann in vier Zellen (*B*), hierauf in acht Zellen (*C*) und endlich in sehr zahlreiche Furchungs-Zellen (*D*).

Fig. 235. **Maulbeerkeim oder Morula.**

der Stammzelle Schritt für Schritt zu verfolgen. Bei allen Metazoen wird der Beginn der Keimung durch wiederholte Theilung der Stammzelle oder „ersten Furchungszelle" eingeleitet (Fig. 234). Als wir diesen wichtigen Vorgang der sogenannten „Eifurchung" früher ausführlich untersuchten, haben wir uns überzeugt, dass alle verschiedenen Arten derselben sich von einer einzigen Art ableiten lassen, von der ursprünglichen totalen oder primordialen Furchung.

(Vergl. den VIII. Vortrag, S. 157.) Im Stammbaum der Wirbelthiere hat diese palingenetische Form der Eifurchung einzig und allein der Amphioxus bis auf den heutigen Tag bewahrt, während alle übrigen Wirbelthiere abgeänderte, cenogenetische Formen der Furchung angenommen haben (vergl. die III. Tabelle, S. 178). Jedenfalls sind die letzteren erst später aus der ersteren entstanden, und daher hat die Eifurchung des Amphioxus für uns das höchste Interesse (vergl. oben Fig. 211, S. 423). Das Ergebniss der wiederholten Zelltheilung ist ursprünglich die Bildung eines kugeligen Zellenhaufens, der aus lauter gleichartigen, indifferenten Zellen von einfachster Beschaffenheit zusammengesetzt ist (Fig. 235). Wegen der Aehnlichkeit, welche diese kugelig zusammengeballte Zellenmasse mit einer Maulbeere oder Brombeere darbietet, nannten wir dieselbe „Maulbeerkeim" oder *Morula.*

Offenbar führt uns diese Morula noch heute denselben einfachsten Urzustand des vielzelligen Thierkörpers vor Augen, der sich in sehr früher laurentischer Urzeit zuerst aus der einzelligen amoeboiden Urthierform hervorbildete. Die Morula wiederholt nach dem biogenetischen Grundgesetze die Ahnenform des Synamoebium oder der Moraea. Denn die ersten Zellengemeinden, welche sich damals bildeten, und welche die erste Grundlage zum höheren vielzelligen Thierkörper legten, werden aus lauter gleichartigen und ganz einfachen amoeboiden Zellen bestanden haben. Die ältesten Amoeben lebten als Einsiedler isolirt für sich, und auch die amoeboiden Zellen, welche durch Theilung aus diesen einzelligen Organismen entstanden, werden noch lange Zeit hindurch isolirt auf eigene Hand gelebt haben und Einsiedler geblieben sein. Allmählich aber entstanden neben diesen eremiten Urthieren kleine Amoeben-Gemeinden, indem die durch Theilung entstandenen Geschwister-Zellen vereinigt blieben. Die Vortheile, welche diese ersten Zellen-Gesellschaften im Kampfe um's Dasein vor den einsam lebenden Einsiedler-Zellen voraus hatten, werden ihre Entstehung begünstigt und sie zu weiterer Fortbildung angeregt haben. Solche selbstständige Zellen-Colonien oder Zellen-Horden, die wir allgemein Coenobien nennen, leben auch heute noch im Meere und im süssen Wasser weit verbeitet. Sie finden sich sowohl in verschiedenen Gruppen der Urpflanzen (*Protophyta*), als der Urthiere (*Protozoa*). Zu letzteren gehören z. B. die Coenobien von *Cystophrys*, *Microgromia*, die Polycyttarien (*Collozoum, Sphaerozoum*, *Collosphaera* u. s. w.) Gewöhnlich sind die Plastiden des Coenobiums durch Gallerte vereinigt.

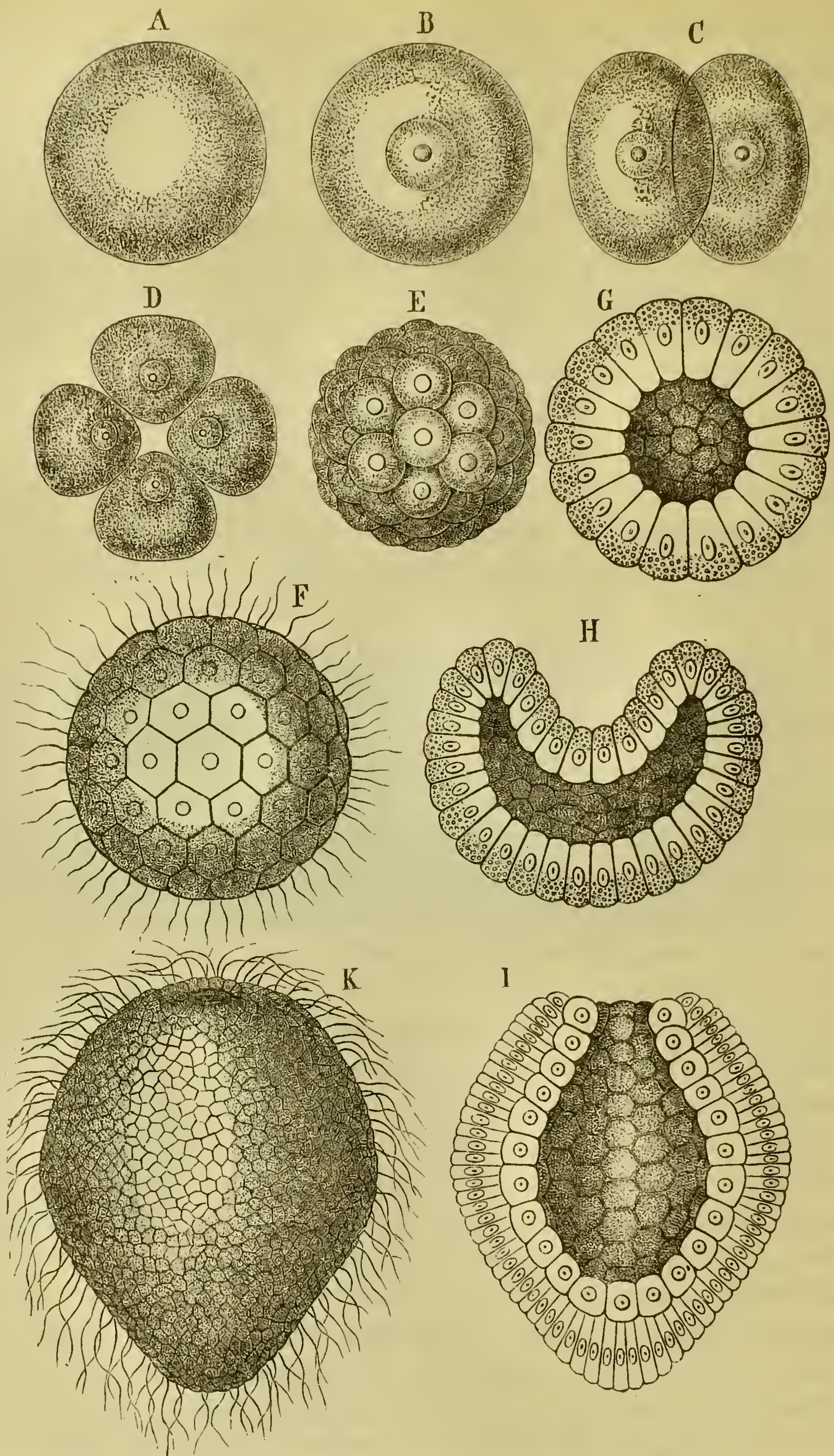


Fig. 236. **Gastrulation einer Koralle** (*Monoxenia Darwinii*). *A*, *B* Stammzelle (Cytula) oder befruchtete Eizelle. Der neugebildete Stammkern ist in *A* noch nicht sichtbar, in *B* deutlich. *C* Zwei Furchungszellen. *D* Vier Furchungszellen. *E* Maulbeerkeim (Morula). *F* Blasenkeim (Blastula). *G* Blasenkeim im Durchschnitt. *H* Eingestülpter Blasenkeim im Durchschnitt (Depula). *I* Gastrula im Längsdurchschnitt. *K* Gastrula oder Becherkeim, von aussen betrachtet.

Um nun weiterhin diejenigen Ahnen unseres Geschlechtes kennen zu lernen, welche sich phylogenetisch zunächst aus den Moraeaden hervorbildeten, brauchen wir bloss die ontogenetische Verwandlung der *Morula* noch einige Schritte weiter zu verfolgen. Da sehen wir zunächst, dass die socialen Zellen des kugeligen Coenobiums Gallerte oder wässerige Flüssigkeit im Inneren der Kugel abscheiden; sie selbst treten an die Oberfläche derselben (Fig. 236 *F, G*). So verwandelt sich der solide Maulbeerkeim in eine einfache Hohlkugel, deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht gebildet wird. Diese Zellenschicht nannten wir Keimhaut (*Blastoderma*), und die Hohlkugel selbst Keimblase oder Keimhautblase (*Blastula* oder *Blastosphaera*).

Auch die interessante Keimform der Blastula ist von fundamentaler Bedeutung. Denn die Verwandlung des Maulbeerkeims in eine Hohlkugel erfolgt ursprünglich in ganz gleicher Weise bei zahlreichen Thieren der verschiedensten Stämme, so z. B. bei vielen Pflanzenthieren und Würmern, bei den Ascidien, bei vielen Sternthieren und Weichthieren, und auch beim Amphioxus. Bei denjenigen Thieren aber, bei denen eine eigentliche, palingenetische Blastula in der Ontogenese fehlt, ist dieser Mangel offenbar nur durch cenogenetische Ursachen, durch die Ausbildung eines Nahrungsdotters und andere embryonale Anpassungs-Verhältnisse bedingt. Wir dürfen daher annehmen, dass die ontogenetische Blastula die Wiederholung einer uralten phylogenetischen Ahnenform ist, und dass sämmtliche Metazoen von einer gemeinsamen Stammform ihren Ursprung genommen haben, welche im Wesentlichen einer solchen Keimblase gleich gebildet war. Bei vielen niederen Thieren erfolgt die Entwickelung der Keimblase nicht innerhalb der Eihüllen, sondern ausserhalb derselben, frei im Wasser. Dann beginnt schon frühzeitig jede Zelle der Keimhaut einen oder mehrere bewegliche haarförmige Protoplasma-Fortsätze auszustrecken; indem sich diese Flimmerhaare, Geisseln oder Wimpern schwingend im Wasser hin- und herbewegen, wird der ganze Körper schwimmend umhergetrieben (Fig. 236 *F*).

Noch gegenwärtig leben im Meere sowohl wie im süssen Wasser verschiedene Gattungen von primitiven vielzelligen Organismen, welche im Wesentlichen der Blastula gleichgebildet sind und gewissermaassen als bleibende oder persistirende Blastula-Formen betrachtet werden können: hohle Blasen, deren Wand aus einer einzigen Schicht von flimmernden gleichartigen Zellen gebildet wird. Solche „Blastaeaden“ finden sich unter der bunt

gemischten Gesellschaft der Flagellaten, insbesondere der Volvocinen (z. B. *Synura, Volvox*). Eine andere, sehr interessante Form habe ich im September 1869 auf der Insel Gis-Oe an der norwegischen Küste beobachtet und *Magosphaera planula* genannt (Fig. 237, 238).

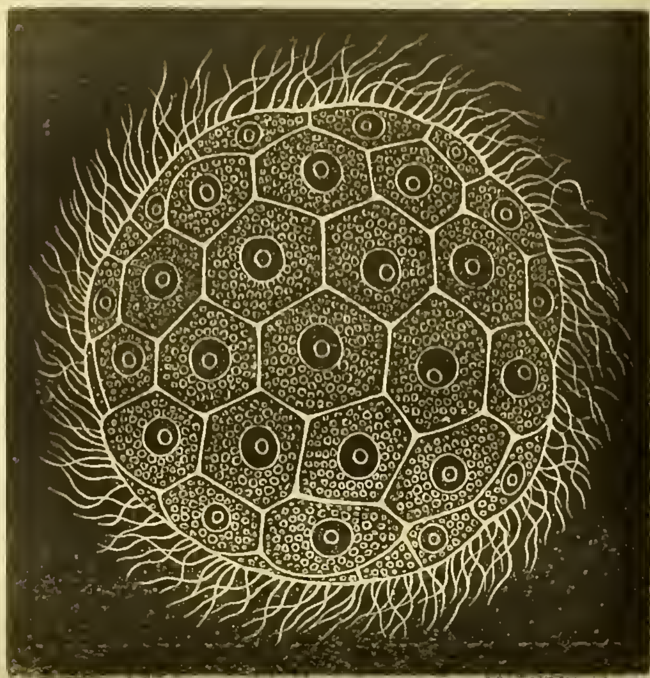


Fig. 237.

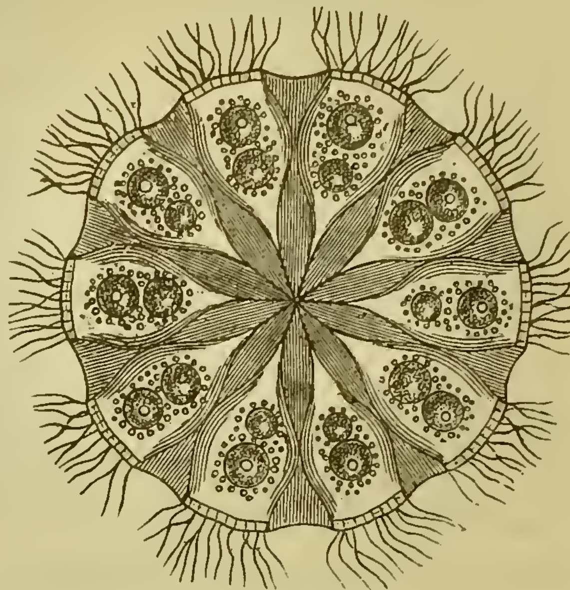


Fig. 238.

Fig. 237. **Die norwegische Flimmerkugel** (*Magosphaera planula*), mittelst ihres Flimmerkleides umherschwimmend, von der Oberfläche gesehen.

Fig. 238. **Dieselbe im Durchschnitt.** Man sieht, wie die birnförmigen Zellen im Centrum der Gallertkugel durch einen fadenförmigen Fortsatz verbunden sind. Jede Zelle enthält ausser dem Kern eine contractile Blase.

Der vollkommen ausgebildete Körper derselben stellt eine kugelige Blase dar, deren Wand aus 32—64 wimpernden gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist und frei im Meere umherschwimmt. Nach erlangter Reife löst sich die Gesellschaft auf. Jede einzelne Zelle lebt noch eine Zeit lang auf eigene Hand, wächst und verwandelt sich in eine kriechende Amoebe. Diese zieht sich später kugelig zusammen und kapselt sich ein, indem sie eine structurlose Hülle ausschwitzt. Die Zelle hat jetzt ganz das Aussehen eines gewöhnlichen Thier-Eies. Nachdem sie eine Zeit lang in diesem Ruhezustande verharrt hat, zerfällt die Zelle durch fortgesetzte Theilung erst in 2, dann in 4, 8, 16, 32, 64 Zellen. Diese ordnen sich wiederum zu einer kugeligen Blase, strecken Flimmerhaare aus, sprengen die Kapselhülle und schwimmen in derselben Magosphaera-Form umher, von der wir ausgegangen sind. Damit ist der ganze Lebenslauf dieses merkwürdigen Urthieres vollendet [141]).

Wenn wir nun diese permanenten Blastosphaeren mit den freischwimmenden gleichgebildeten Flimmerlarven oder Blastula-Zuständen vieler niederen Thiere vergleichen, so werden wir daraus

mit Sicherheit auf die frühere Existenz einer uralten und längst ausgestorbenen gemeinsamen Stammform schliessen dürfen, welche im Wesentlichen der Blastula gleich gebildet war. Wir wollen dieselbe *Blastaea* nennen. Ihr ganzer Körper bestand in vollkommen ausgebildetem Zustande aus einer einfachen, mit Flüssigkeit oder structurloser Gallerte gefüllten Hohlkugel, deren Wand eine einzige Schicht von gleichartigen, mit Flimmerhaaren bedeckten Zellen bildete. Es werden gewiss einst viele verschiedene Arten und Gattungen von solchen Blastaeaden oder Flimmerkugeln existirt, und eine besondere Klasse von Protisten gebildet haben.

Als einen merkwürdigen Beweis des naturphilosophischen Genius, mit welchem Carl Ernst von Baer in die tiefsten Geheimnisse der thierischen Entwickelungsgeschichte eingedrungen war, will ich die Bemerkung einschalten, dass derselbe schon im Jahre 1828 (also zehn Jahre vor Begründung der Zellentheorie!) die hohe Bedeutung der Blastosphaera geahnt und in wahrhaft prophetischer Weise in seiner classischen „Entwickelungsgeschichte der Thiere" hervorgehoben hat (Band I, S. 223). Die betreffende Stelle lautet: „Je weiter wir in der Entwickelung zurückgehen, um desto mehr finden wir auch in sehr verschiedenen Thieren eine Uebereinstimmung. Wir werden hierdurch zu der Frage geführt: ob nicht im Beginne der Entwickelung alle Thiere im Wesentlichen sich gleich sind, und ob nicht für alle eine gemeinschaftliche Urform besteht? — Da der Keim das unausgebildete Thier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, dass die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln." Dieser letztere Satz hat nicht nur ontogenetische, sondern auch phylogenetische Bedeutung, und ist um so bemerkenswerther, als damals die Blastula bei den verschiedensten Thieren, sowie die Zusammensetzung ihrer Wand aus einer einzigen Zellenschicht noch gar nicht bekannt war. Und doch wagte Baer, trotz der höchst mangelhaften empirischen Begründung, den kühnen Satz aufzustellen: „Beim ersten Auftreten sind vielleicht alle Thiere gleich und nur hohle Kugeln."

Sehr interessant ist die Thatsache, dass auch im Pflanzenreiche die einfache Hohlkugel gleicherweise als eine elementare Urform des vielzelligen Organismus auftritt. An der Oberfläche des Meeres sowohl, als unterhalb derselben (bis zu 2000 Meter Tiefe) finden

sich schwimmend grüne Kugeln, deren Wand aus einer einfachen Schicht von chlorophyllhaltigen Zellen zusammengesetzt ist. Der Botaniker SCHMITZ hat dieselben 1879 unter dem Namen *Halosphaera viridis* beschrieben und gezeigt, dass sie sich durch Schwärmsporen fortpflanzen, welche aus der Viertheilung jener Zellen entstehen. Eine zweite Art (*Halosphaera blastula*), welche 1 Millimeter Durchmesser erreicht, habe ich in meinen „Plankton-Studien" beschrieben.[137])

An die uralte Ahnen-Form der *Blastaea* schliesst sich nun als fünfte Stufe unseres Stammbaumes zunächst die daraus entstandene Gastraea an. Wie Sie bereits wissen, ist gerade diese Ahnenform von ganz eminenter philosophischer Bedeutung. Ihre frühere Existenz wird sicher bewiesen durch die höchst wichtige Gastrula, die wir als vorübergehenden Keimzustand in der Ontogenese sämmtlicher Metazoen antreffen (Fig. 236 *J*, *K*). Wie Sie sich erinnern, bildet die ursprüngliche, palingenetische Form der Gastrula einen kugeligen, eiförmigen oder länglich-runden einaxigen Körper, dessen einfache Höhle (Urdarm) mit einer Oeffnung an einem Pole der Axe versehen ist (Urmund). Die Darmwand besteht aus zwei Zellenschichten, welche nichts Anderes sind, als die beiden primären Keimblätter: das animale Hautblatt (*Exoderma*) und das vegetale Darmblatt (*Entoderma*).

Ueber die phylogenetische Entstehung der *Gastraea* aus der *Blastaea* giebt uns noch heutzutage die ontogenetische Entstehung der Gastrula aus der Blastula sichere Auskunft. An einer Seite der kugeligen Keimhautblase bildet sich eine grubenartige Vertiefung (Fig. 236 *H*). Zuletzt geht diese Einstülpung so weit, dass der äussere eingestülpte Theil der Keimhaut oder des Blastoderms sich eng an den inneren, nicht eingestülpten Theil derselben anlegt (Fig. 236 *J*). Wenn wir nun an der Hand dieses ontogenetischen Processes uns die phylogenetische Entstehung der *Gastraea* erklären wollen, so können wir annehmen, dass die einschichtige Zellengesellschaft der kugeligen Blastaea angefangen hat, an einer Stelle der Oberfläche vorzugsweise Nahrung aufzunehmen. An dieser nutritiven Stelle der Kugel-Oberfläche bildete sich durch natürliche Züchtung allmählich eine grubenartige Vertiefung. Die anfangs flache Grube wurde im Laufe der Zeit immer tiefer. Bald wurde die vegetale Function der Ernährung, der Nahrungsaufnahme und Verdauung ausschliesslich auf die Zellen beschränkt, welche diese Grube auskleideten; während die übrigen Zellen die animalen Functionen der

Ortsbewegung, Empfindung und Bedeckung übernahmen. So entstand die erste Arbeitstheilung zwischen den ursprünglich gleichartigen Zellen der Blastaea.

Diese älteste histologische Differenzirung hatte also zunächst nur die Sonderung von zweierlei verschiedenen Zellen-Arten zur Folge: innen in der Grube die ernährenden oder nutritiven Zellen, aussen an der Oberfläche die bewegenden oder locomotiven Zellen. Damit war aber bereits die Sonderung der beiden primären Keimblätter gegeben, ein Vorgang von höchster Bedeutung. Wenn wir bedenken, dass auch der Leib des Menschen mit allen seinen verschiedenen Theilen und ebenso der Leib aller anderen höheren Thiere sich ursprünglich aus jenen beiden einfachen primären Keimblättern aufbaut, so werden wir die phylogenetische Bedeutung jener Gastrulation gar nicht hoch genug anschlagen können. Denn mit dem einfachen Urdarm oder der primitiven Magenhöhle der Gastrula, und ihrer einfachen Mundöffnung, dem „Urmund", ist zugleich das erste wirkliche Organ des Thierkörpers in morphologischem Sinne gewonnen; sämmtliche übrigen Organe sind erst später daraus entstanden. Der ganze Körper der Gastrula ist ja eigentlich nur „Urdarm". Dass die zweiblätterigen Keimformen sämmtlicher Metazoen sich auf eine solche typische *Gastrula* zurückführen lassen, haben wir bereits (im VIII. und IX. Vortrage) nachgewiesen. Diese höchst wichtige Erkenntniss berechtigt uns nach dem biogenetischen Grundgesetze zu dem Schlusse, dass auch die verschiedenen Ahnen-Reihen derselben sich aus der gleichen Stammform phylogenetisch entwickelt haben. Diese uralte bedeutungsvolle Stammform ist eben die *Gastraea.*

Die Gastraea hat vermuthlich schon während der laurentischen Periode im Meere gelebt und sich in ähnlicher Weise mittelst ihres äusseren Flimmerkleides schwimmend im Wasser umhergetummelt, wie das noch heutzutage die frei beweglichen und flimmernden Gastrulae thun. Wahrscheinlich wird sich die uralte und schon vor Jahr-Millionen ausgestorbene Gastraea nur in einem wesentlichen Punkte von der heute noch lebenden Gastrula unterschieden haben. Aus vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Gründen dürfen wir annehmen, dass die Gastraea sich bereits geschlechtlich fortpflanzte; und nicht bloss auf ungeschlechtlichem Wege (durch Theilung, Knospenbildung oder Sporenbildung), wie es bei den vorhergehenden Ahnenstufen wahrscheinlich der Fall war. Vermuthlich bildeten sich einzelne Zellen der primären Keimblätter zu Eizellen, andere zu befruchtenden Samenzellen aus. Diese Hypothese stützen

wir darauf, dass wir die gleiche einfachste Form der geschlechtlichen Fortpflanzung noch heutzutage bei den niedersten Pflanzenthieren antreffen, insbesondere bei ben Schwämmen.

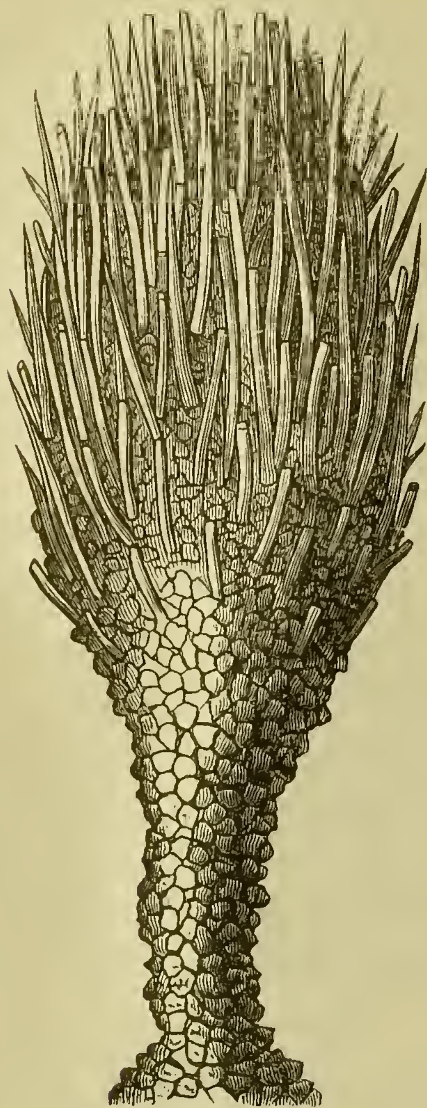


Fig. 239.

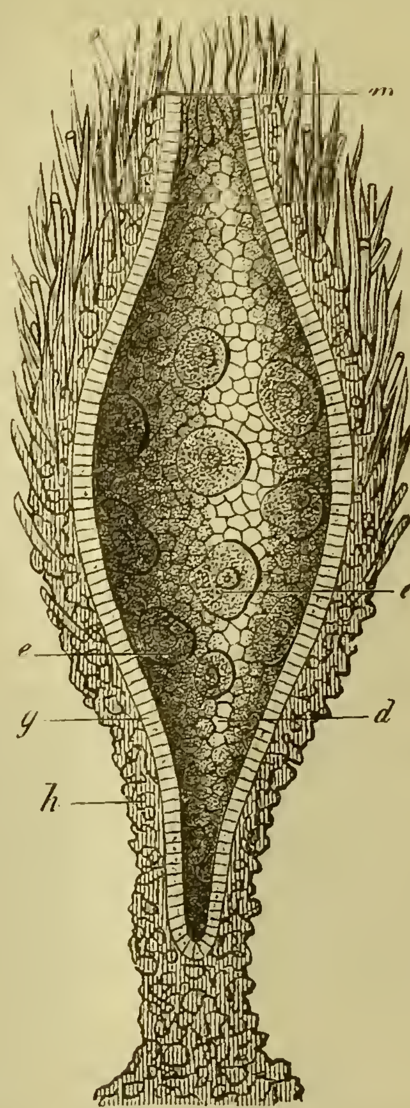


Fig. 240.

Fig. 239—240. **Prophysema primordiale, eine noch lebende Gastraeaden-Form.** Fig. 239. Das ganze spindelförmige Thier von aussen (unten auf Seetang festsitzend). Fig. 240. Dasselbe im Längsschnitt. Der Urdarm (*d*) öffnet sich oben durch den Urmund (*m*). Zwischen den Geisselzellen (*g*) liegen amoeboide Eier (*e*). Das Hautblatt (*h*) ist unten mit Sandkörnchen, oben mit Schwammnadeln incrustirt.

Von ganz besonderem Interesse für diese Seite unserer Gastraea-Theorie ist die Thatsache, dass noch heute Gastraeaden existiren, — oder niedere Metazoen, deren einfache Organisation sich nur sehr wenig über diejenige der hypothetischen Gastraea erhebt; so die einfachsten Schwämme (*Olynthus*), die niedersten Nesselthiere (Süsswasser-Polyp, *Hydra*) und die Physemarien. Zu letzteren rechne ich zwei kleine, bisher wenig beachtete Thierformen, welche unter allen heute noch lebenden Thieren der uralten Gastraea am nächsten stehen und welche wir geradezu als „Gastraeaden der Gegenwart“ bezeichnen dürfen [142]). Das eine dieser Thiere, *Prophysema* (Fig. 239, 240) ist von Bowerbank

als ein Schwamm (*Haliphysema*), das andere, *Gastrophysema*, von CARTER als ein Rhizopode beschrieben worden (als *Squamulina*). Der ganze reife Körper der entwickelten Person stellt bei *Prophysema* einen einfachen, cylindrischen oder eiförmigen Schlauch dar, dessen Wand aus zwei Zellenschichten besteht. Die Höhle des Schlauches ist die Magenhöhle und die obere Oeffnung desselben die Mundöffnung (Fig. 240 *m*). Die beiden Zellenschichten, welche die Wand des Schlauches bilden, sind die beiden primären Keimblätter. Von der schwimmenden Gastrula unterscheiden sich diese einfachsten Pflanzenthiere hauptsächlich dadurch, dass sie mit dem einen (der Mundöffnung entgegengesetzten) Körperende am Meeresboden festwachsen. Auch sind die Zellen des Hautblattes mit einander verschmolzen, und letzteres hat eine Menge von fremden

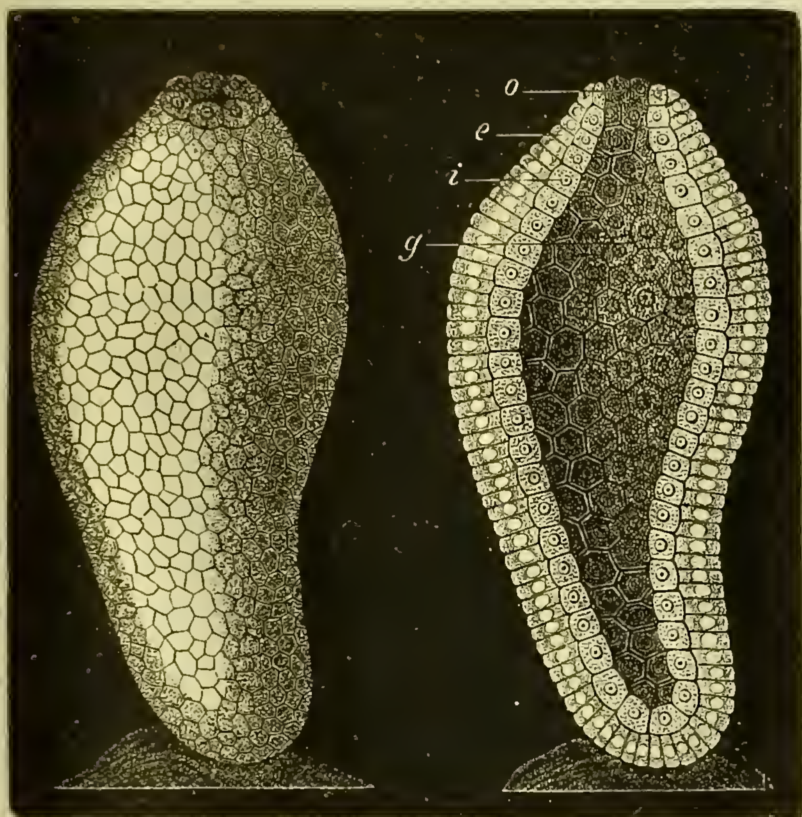


Fig. 241. Fig. 242.

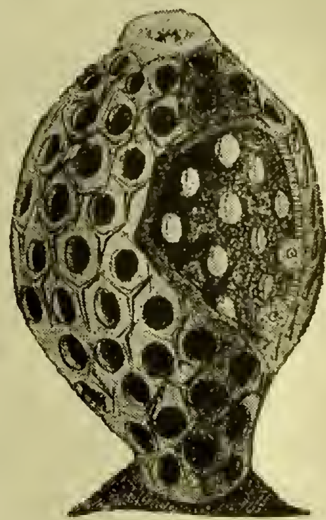


Fig. 243.

Fig. 241—242. **Ascula eines Coelenteriers.** Fig. 241 von aussen, 242 im Längsschnitt. *g* Urdarm. *o* Urmund. *i* Darmblatt. *e* Hautblatt. (Schema.)
Fig. 243. **Olynthus,** ein einfachster Schwamm. Vorn ist ein Stück ausgeschnitten.

Körpern, Schwammnadeln, Sandkörnchen und dergl., als Stütze für die Körperwand aufgenommen (Fig. 239). Hingegen besteht das Darmblatt nur aus einer Schicht von Flimmerzellen (Fig. 240 *d*). Wenn nun diese Physemarien geschlechtsreif werden, so bilden sich einzelne ihrer Entoderm-Zellen zu weiblichen Eizellen, andere zu männlichen Samenzellen aus; die Befruchtung der ersteren durch die letzteren findet unmittelbar in der Magenhöhle statt. Aus dem befruchteten Ei entwickelt sich (ganz ebenso wie bei *Monoxenia*, Fig. 236) eine echte palingenetische Gastrula. Diese schwimmt einige Zeit im Meere umher, setzt sich dann wieder fest, und gleicht nunmehr

jener einfachen, auch im Entwickelungskreise vieler anderer Pflanzenthiere auftretenden Jugendform, welche als Ascula bezeichnet wird (Fig. 241, 242). Indem ihr Exoderm fremde Körper aufnimmt, entsteht *Prophysema.*

Ganz ähnlich organisirt, wie diese Physemarien, sind auch die einfachsten Schwämme oder Spongien (*Olynthus*, Fig. 243). Der einzige wesentliche Unterschied Beider besteht darin, dass die dünne zweischichtige Leibeswand bei letzteren von zahlreichen Poren durchbrochen wird. Wenn diese geschlossen sind, gleichen sie den ersteren. Vielleicht sind sogar die Gastraeaden, welche als Physemarien beschrieben wurden, weiter Nichts als Olynthen mit geschlossenen Hautporen. Die Ammoconiden oder die einfachen schlauchförmigen Sandschwämme der Tiefsee (*Ammolynthus* etc.) sind bei geschlossenen Poren nicht von jenen Gastraeaden zu unterscheiden.

Auch die einfachste und niederste Form der Nesselthiere (*Cnidaria*) steht jenen Gastraeaden noch ganz nahe. Bei dem interessanten gewöhnlichen Süsswasser-Polypen (*Hydra*) ist der ganze Leib ebenfalls weiter Nichts als ein einfacher eiförmiger Schlauch mit zweischichtiger Wand; nur ist die Mundöffnung hier bereits von einem Fühler-Kranze umgeben. Ehe sich dieser entwickelt, ist die Hydra ebenfalls eine Ascula (Fig. 241, 242). Später finden im Exoderm derselben geringe histologische Differenzirungen statt, während das Entoderm eine einfache Zellenschicht bleibt. Bei allen diesen einfachsten Coelenterien werden beiderlei Geschlechts-Zellen — Eizellen und Spermazellen — von einer und derselben Person ausgebildet; vermuthlich werden auch die ältesten Gastraeaden Zwitter gewesen sein. Denn aus der vergleichenden Anatomie ergiebt sich, dass die Zwitterbildung, d. h. die Vereinigung der beiderlei Geschlechtszellen in einem Individuum (*Hermaphroditismus*) der älteste und ursprünglichste Zustand der geschlechtlichen Differenzirung ist; erst später entstand die Geschlechtstrennung (*Gonochorismus*). Die Bildung der Gonidien oder Geschlechtszellen ging ursprünglich wohl vom Urmundrande der Gastraeaden aus.

Zwanzigster Vortrag.

Unsere Helminthen-Ahnen.

„Ein eclatantes Beispiel unkritischer und damit unwissenschaftlicher Vergleichung ist die bekannte Vergleichung des sogenannten Bauchmarkes wirbelloser Thiere mit dem Rückenmarke der Vertebraten. Sie ignorirt die wichtigsten Instanzen, indem sie nur ganz allgemeine und für den besonderen Fall unwesentliche Dinge als ausschlaggebend betrachtet. Eine solche unwissenschaftliche Vergleichung wandelt wie in einem Labyrinthe, in dem an den ersten Irrweg nur neue sich anreihen. Wie der Kritikmangel einerseits wichtige Thatsachen übersieht, so führt er anderseits wieder gleichgültige Dinge in's Feld.“

Carl Gegenbaur (1876).

Stammbaum der wirbellosen Metazoen. Getrennte Abstammung der Wirbelthiere und Gliederthiere. Chordonier-Hypothese und Anneliden-Hypothese. Platoden-Ahnen: Turbellarien. Helminthen-Ahnen: Gastrotrichen, Nemertinen, Enteropneusten. Abstammung der Chordonier.

Inhalt des zwanzigsten Vortrages.

Entwickelung der Chordaea aus der Gastraea. Polyphyletische Abtammung der gegliederten Thiere von ungegliederten. Gänzliche Verschiedenheit der Vertebration der Wirbelthiere und der Articulation der Gliederthiere. Unhaltbarkeit der Anneliden-Hypothese (Abstammung der Wirbelthiere von den Gliederthieren). Begründung der Chordonier-Hypothese (Abstammung der Wirbelthiere und Tunicaten von Prochordoniern (ähnlich der Chordula). Aeltere Ahnen der Chordonier aus den Gruppen der Coelenterien und Helminthen. Einaxige und dreiaxige Gastraeaden. Zweiseitige Grundform der letzteren. Platoden-Ahnen: Strudelwürmer oder Turbellarien. Ventrale Wanderung ihres Mundes. Urdarm. Gonaden. Urnieren. Urhirn. Bilaterale und radiale Platoden-Ahnen. Helminthen-Ahnen (ungegliederte Wurmthiere). Gastrotrichen (Ichthydinen) mit Afterbildung. Schnurwürmer (Nemertinen) mit Blutgefässen und Blut. Enteropneusten (Balanoglossus) mit Kiemendarm, Kiemenspalten und Schlundrinne. Ihre Verwandtschaft mit den Chordoniern.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (*S.* 409, 439, 504). *VIII. Aufl.*, 1889 (*S.* 601, 700, 712).

Carl Gegenbaur, 1870. *Grundzüge der vergleichenden Anatomie, II. Aufl.* (*S.* 191, 224, 576).

Ludwig Graff, 1882. *Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida.*

Arnold Lang, 1884. *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel.*

Carl Zelinka, 1890. *Monographie der Gastrotrichen.* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 49. *Bd.*)

W. Hubrecht, 1887. *The Relation of the Nemertea to the Vertebrata.*

William Bateson, 1889. *I. On the Morphology of the Enteropneusta. II. The Ancestry of the Chordata. Studies M. L., Vol. III.*

C. Kupffer, 1870. *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren.* (*Arch. f. mikr. Anat., VI. Bd.*)

Eduard Van Beneden *et* **Charles Julin**, 1886. *Recherches sur la Morphologie des Tuniciers.*

XX.

Meine Herren!

Durch unsere Gastraea-Theorie haben wir die feste Ueberzeugung gewonnen, dass alle Metazoen oder einzelligen Thiere auf eine gemeinsame Stammform, die *Gastraea*, zurückgeführt werden können. Den sicheren Beweis dafür liefert nach dem biogenetischen Grundgesetze die Thatsache, dass die zweiblätterigen Keime sämmtlicher Metazoen auf eine gemeinsame ursprüngliche Keimform, die *Gastrula*, zurückgeführt worden sind. Wie alle die unzähligen und höchst mannichfaltigen Arten der Metazoen sich thatsächlich aus der einfachen Keimform der Gastrula ontogenetisch hervorbilden, so sind dieselben aus der gemeinsamen Stammform der Gastraea phylogenetisch abzuleiten. Mit dieser klaren Erkenntniss, sowie mit der bereits festgestellten Erkenntniss, wie die Gastraea aus der Hohlkugel der einblätterigen *Blastaea*, und diese wiederum aus der ursprünglichen einzelligen Stammform entstanden ist, haben wir die unerschütterliche, feste Basis für unsere phylogenetischen Forschungen gewonnen. Der klare Weg von der Stammzelle bis zur Gastrula — die Geschichte der Gastrulation — bezeichnet somit zugleich den ersten Abschnitt unserer menschlichen Stammesgeschichte (VIII., IX. und XIX. Vortrag).

Viel schwieriger und dunkler ist der zweite Abschnitt derselben, welcher uns von der *Gastraea* zu den Prochordoniern führt. Unter dieser Bezeichnung begreifen wir jene uralten, längst ausgestorbenen Metazoen, deren einstmalige Existenz durch die bedeutungsvolle Keimform der Chordula klar erwiesen wird (vergl. Fig. 80—83, S. 232). Diese *Chordula* oder der Urkeim der Chordonier bildet einen bilateralen oder zweiseitig-symmetrischen Thierkörper von höchst einfacher, ungegliederter Form: in der Längsaxe des Körpers liegt als Axenskelet eine ganz einfache Chorda, zwischen dem dorsalen Nervenrohr und dem ventralen

Darmrohr; zu beiden Seiten dieser unpaaren Central-Organe liegen ein paar einfache Coelom-Taschen, ursprünglich Geschlechtstaschen, die vom Urmund aus sich entwickelten. Unter allen lebenden Thieren stehen dieser wichtigen Keimform am nächsten die niedersten Tunicaten, die Copelaten (*Appendicaria*) und die Larven der Ascidien. Da sowohl die ungegliederten Mantelthiere als die gegliederten Wirbelthiere aus derselben gemeinsamen Chordula-Form sich ontogenetisch entwickeln, ist der Schluss gestattet, dass für beide Stämme auch eine entsprechende gemeinsame Stammform existirt hat; wir wollen dieselben als *Chordaea* bezeichnen, und die entsprechende Stammgruppe als *Prochordonia*. Aus dieser höchst wichtigen Stammgruppe der ungegliederten Prochordonier (oder „Urchordathiere") sind divergirend die beiden Stämme der Tunicaten und Vertebraten hervorgegangen. Wie diese Abstammung unseres Geschlechts bei dem gegenwärtigen Zustande unserer morphologischen Kenntnisse sich vorstellen und begründen lässt, werden wir nachher sehen.

Zunächst wenden wir uns jetzt zur Beantwortung der schwierigen und vielumstrittenen Frage, wie sich die Chordaea aus der Gastraea entwickelt hat; — oder mit anderen Worten: „Auf welchem Wege und durch welche Wandelungen hindurch sind aus den einfachsten zweiblätterigen Metazoen jene charakteristischen, dem Chordula-Keim ähnlichen Thiere entstanden, welche wir als die gemeinsamen Stammformen aller Chordonier, sowohl der Tunicaten als der Vertebraten, betrachten?" Bevor wir diese wichtige Frage — eine der dunkelsten in der ganzen Anthropogenie — zu beantworten versuchen, wird es zweckmässig sein, einige leitende Grundsätze für dieselben aufzustellen. Als solche betrachte ich folgende vier Thesen:

I. Alle gegliederten Thiere sind ursprünglich aus ungegliederten hervorgegangen, oder mit anderen Worten: Alle Thiere, deren Körper aus einer Somiten-Reihe oder Metameren-Kette besteht (Vertebraten, Articulaten, Cestoden), haben sich ursprünglich aus niederen und einfacheren Metazoen entwickelt, deren ganzer Körper den morphologischen Werth eines einzigen solchen Somiten oder Metameren besitzt. Dieser Satz wird jetzt wohl von keinem Zoologen mehr bestritten; er besitzt ebenso allgemeine Geltung für die Keimesgeschichte wie für die Stammesgeschichte.

II. Die Metamerie der Metazoen ist ein polyphyletischer Process; die segmentale Gliederung, oder die Wiederholung gleichartiger individueller Körpertheile (Somiten) in der

Längsaxe des Thieres hat sich im Laufe der organischen Erdgeschichte mehrmals, unabhängig von einander, vollzogen. Als solche selbstständige, innerhalb einzelner Stämme entstandene Gliederungen sind anzusehen: 1. die Vertebration der Wirbelthiere; 2. die Articulation der Gliederthiere; 3. die Annulation der Sternthiere; 4. die Strobilation der Bandwürmer; 5. die Strobilation der Scyphostomen oder Becher-Polypen (Ammen der acraspeden Medusen); 6. die Stengelgliederung der Phanerogamen. Alle diese Gliederungs-Vorgänge treten in ähnlicher Form auf und haben ähnliche Ergebnisse, nämlich die Multiplication individueller Körpertheile (Somiten oder Metameren) und ihre Aufreihung in der Längsaxe des Körpers; aber sowohl die morphologischen Vorgänge als ihre physiologischen Ursachen sind im Grunde sehr verschieden; und die „allgemeine Homologie" jener Somiten oder Folgestücke, ihre Homodynamie, hat ganz verschiedene Bedeutung.

III. Die Gliederung der Wirbelthiere erscheint erst an der Chordula, an jener bedeutungsvollen Keimform, welche bereits ein dorsales Nervenrohr, ein ventrales Darmrohr, und zwischen beiden eine axiale Chorda besitzt: drei ungegliederte Fundamental-Organe von höchster morphologischer Bedeutung (Fig. 80—83, S. 232). Da nun dieselbe ungegliederte Chordula auch in der Keimesgeschichte der Mantelthiere auftritt, und da bei diesen der Körper zeitlebens ungegliedert bleibt, so müssen wir jener Chordula die grösste palingenetische Bedeutung zuschreiben; wir dürfen daraus den Schluss ziehen, dass eine ähnliche ungegliederte Stammform (*Chordaea*) die gemeinsame Ahnenform beider Chordonier-Stämme war, der Vertebraten und Tunicaten. Dafür spricht ganz besonders, dass die endoblastische Chorda und das darüber gelegene ectoblastische Nervenrohr bei den Embryonen aller Wirbelthiere und Mantelthiere in sehr früher Zeit der Entwickelung auftreten, überall in gleicher Weise aus den beiden primären Keimblättern entstehen, und überall keine Spur von Gliederung zeigen. Die letztere geht erst von den Coelom-Taschen aus, deren Episomiten (Myotome) sich zu Muskelplatten, die Hyposomiten (Gonotome) zu Geschlechtsdrüsen entwickeln.

IV. Die Gliederung der Gliederthiere (*Articulation*) ist daher ganz verschieden von derjenigen der Wirbelthiere (*Vertebration*), trotz einer gewissen täuschenden Aehnlichkeit. Denn die erstere betrifft vor Allem die Hautdecke und das ventrale Nervenrohr einer Thierform, die zu keiner Zeit ihres Lebens eine Spur von einer Chorda besitzt — ganz abgesehen davon, dass auch im Uebrigen die Organisation der Gliederthiere und

Wirbelthiere die grössten Gegensätze darbietet. Wir haben darauf schon im XIV. Vortrage hingewiesen (S. 328). Es ist daher weder anzunehmen, dass die Wirbelthiere von Gliederthieren abstammen, noch umgekehrt, dass die ersteren Ahnen der letzteren sind. Beide grosse Stämme haben sich unabhängig von einander historisch entwickelt und sind ursprünglich ebenso aus verschiedenen Stammformen hervorgegangen, wie sie noch heute ganz verschiedene Keimformen zeigen. Die beständige Anwesenheit der *Chordula* bei allen Wirbelthieren ist ebenso charakteristisch, wie ihre vollständige Abwesenheit bei allen Gliederthieren (vergl. S. 351).

Die Abstammung der Wirbelthiere von den Gliederthieren ist im Laufe der letzten 16 Jahre von zahlreichen Zoologen mit ebenso vielem Eifer als Kritik-Mangel vertheidigt worden; und da sich über diese Streitfrage eine umfangreiche Litteratur entwickelt hat, müssen wir derselben hier eine kurze Erwähnung widmen. Alle drei Hauptklassen der Gliederthiere sind nach einander zu der Ehre gelangt, als die „wahren Vorfahren" der Wirbelthiere angesehen zu werden; zuerst die Ringelwürmer oder Anneliden (Regenwürmer, Blutegel und Verwandte); dann die Krustenthiere oder Crustaceen (Schildthiere und Krebsthiere); endlich die Luftrohrthiere oder Tracheaten (Spinnen, Insecten u. A.). Das meiste Ansehen unter den verschiedenen, hier aufgestellten Hypothesen gewann die „Anneliden-Theorie", die Ableitung der Wirbelthiere von Ringelwürmern. Dieselbe wurde fast gleichzeitig (1875) von Carl Semper in Würzburg und von Anton Dohrn in Neapel aufgestellt. Der letztere begründete diese Hypothese ursprünglich zu Gunsten der damals auftauchenden Degenerations-Theorie, welche ich in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" beleuchtet habe (1875, S. 87).

Die interessante „Degenerations-Theorie" — damals viel besprochen und heute schon fast vergessen — entstand 1875 aus dem Bestreben, die Ergebnisse der Descendenz-Theorie und des unaufhaltsam vordringenden Darwinismus mit den Gemüthsbedürfnissen des religiösen Glaubens und mit der anthropocentrischen Weltanschauung in Einklang zu bringen. Der heftige Kampf, den 1859 Darwin durch seine Neubegründung der Abstammungslehre hervorgerufen hatte, und der ein Decennium hindurch mit wechselndem Erfolge im Gesammtgebiete der Biologie tobte, neigte schon in den Jahren 1870—72 seinem Ende zu und schloss bald ab mit einem vollständigen Siege des Transformismus. Der grossen Mehrzahl der

Streiter war dabei im Grunde nicht diese allgemeine Entwickelungsfrage die Hauptsache, sondern die besondere Frage von „der Stellung des Menschen in der Natur" — diese „Frage aller Fragen", wie sie HUXLEY mit Recht nennt. Den meisten unbefangenen und klar denkenden Köpfen musste alsbald klar werden, dass diese Frage nur im Sinne unserer „Anthropogenie" erledigt werden könne, durch die Annahme, dass der Mensch aus einer langen Reihe von Wirbelthieren durch allmähliche Umbildung und Vervollkommnung hervorgegangen sei.

Somit wurde denn die wahre Stammverwandtschaft des Menschen und der Wirbelthiere bald allseitig zugegeben. Vergleichende Anatomie und Ontogenie sprachen zu deutlich, um sie länger noch leugnen zu können. Um nun aber trotzdem die anthropocentrische Stellung des Menschen zu retten, und vor Allem das Dogma der „persönlichen Unsterblichkeit" aufrecht zu erhalten, erfanden mehrere Naturphilosophen und genetisch denkende Theologen den vortrefflichen Ausweg der „Degenerations-Theorie". Jene wahre Stammverwandtschaft zugebend, stellten sie die ganze Descendenz-Reihe einfach auf den Kopf und vertheidigten mit anerkennenswerther Tapferkeit den Grundsatz: „der Mensch ist nicht das höchst entwickelte Thier, sondern die Thiere sind herabgekommene Menschen". Allerdings ist der Mensch „des Affen nächster Verwandter" und vom Stamme der Wirbelthiere nicht zu trennen; aber die Stufenfolge in seiner Ahnen-Reihe ist keine aufsteigende, sondern eine absteigende. Ursprünglich „schuf Gott den Menschen nach seinem Bilde", als den Urtypus des vollkommenen Wirbelthieres; erst in Folge des Sündenfalles kam das Menschen-Geschlecht so herunter, dass daraus die Affen entstanden und aus diesen weiterhin die niederen Wirbelthiere. Bei consequenter Ausführung dieser „Entartungslehre" musste man dann zu der einheitlichen Annahme gelangen, dass das ganze Thierreich aus herabgekommenen und entarteten Menschenkindern hervorgegangen sei.

Am entschiedensten und muthigsten vertrat diese Degenerations-Theorie der katholische Priester und Naturphilosoph MICHELIS in seiner Streitschrift: *„Haeckelogonie,* ein akademischer Protest gegen HAECKEL's Anthropogenie" (Bonn, 1875). In mehr „akademischer" und zum Theil mystischer Form führte dieselbe ein Naturphilosoph der älteren Jenaer Schule aus, der Mathematiker und Physiker C. SNELL. Die kräftigste Unterstützung von zoologischer Seite aber erhielt sie durch ANTON DOHRN, der die anthropocentrischen

Ideen des Letzteren mit besonderem Geschick und Talent vertrat. Der *Amphioxus*, den die neuere Morphologie jetzt fast allgemein als das wahre „Urwirbelthier“ betrachtet, als das uralte typische Paradigma der ursprünglichen Vertebraten-Structur, ist nach Dohrn vielmehr umgekehrt als ein später entarteter Nachkomme dieses Stammes zu betrachten, als „der verlorene Sohn der Wirbelthiere“. Er ist durch weitgehende Rückbildung ebenso aus den Cyclostomen hervorgegangen, wie diese aus den Fischen; ja sogar die Ascidien, und überhaupt sämmtliche Tunicaten sind weiter Nichts, als solche gänzlich herabgekommene Fische! In Folge richtiger Weiterbildung dieser umgestülpten Abstammungslehre bekämpft Dohrn dann auch die allgemein gültige Annahme, dass Coelenteraten und Würmer „niedere Thiere“ seien; ja sogar die einzelligen Protozoen erklärt er für degenerirte Coelenteraten. Ueberhaupt ist nach ihm „die Degeneration das Principium movens, das für die Existenz all der niederen Formen verantwortlich ist“.

Wenn wirklich diese Michelis-Dohrn'sche Degenerations-Theorie wahr wäre, und alle Thiere demnach als entartete Nachkommen des ursprünglich vollkommen erschaffenen Menschen anzusehen wären, dann würde damit in der That der Mensch — „des persönlichen Gottes Ebenbild“ — als der wahre Mittelpunkt und Endzweck alles organischen Erdenlebens erscheinen; seine anthropocentrische Stellung und damit vielleicht auch die „Unsterblichkeit der Person“ wäre gerettet. Leider steht diese trostreiche Entartungslehre nur in so unvereinbarem Widerspruch mit allen bekannten Thatsachen der Paläontologie und Ontogenie, dass sie einer ernstlichen Widerlegung in wissenschaftlichen Kreisen heute nicht mehr bedarf.

Nicht besser aber steht es mit der vielbesprochenen Abstammung der Wirbelthiere von den Ringelwürmern, welche Dohrn später mit besonderem Eifer vertheidigt hat. Ausser ihm hat namentlich Carl Semper in Würzburg diese „Anneliden-Hypothese“ zu stützen versucht und dabei ebenso viel anspruchsvollen Dogmatismus als mangelhafte Logik und seltenen Kritik-Mangel bewiesen. Im Grunde ist dieselbe weiter Nichts als die aufgewärmte und phylogenetisch zugestutzte Lehre der älteren Naturphilosophie, dass die Insecten auf dem Rücken laufende Wirbelthiere seien, und dass das Rückenmark der letzteren dem Bauchmark der ersteren entspreche. Wie unkritisch und unwissenschaftlich diese Vergleichung ist, hat bereits der Erste unter den vergleichenden Anatomen der Gegenwart vor 15 Jahren gezeigt. In der meisterhaften Abhandlung über „Die Stellung und

Bedeutung der Morphologie", mit welcher CARL GEGENBAUR 1876 den ersten Band seines „Morphologischen Jahrbuchs" eröffnete, (S. 6), bespricht er jene falsche Hypothese als „ein eclatantes Beispiel unwissenschaftlicher Vergleichung" und sagt von ihr mit vollem Rechte: „Sie ignorirt die wichtigsten Instanzen, indem sie nur ganz allgemeine und für den besonderen Fall unwesentliche Dinge als ausschlaggebend betrachtet. Eine solche unwissenschaftliche Vergleichung wandelt wie in einem Labyrinthe, in dem an den ersten Irrweg nur neue sich anreihen."

In neuester Zeit ist die berühmte „Anneliden-Hypothese", die so viel Staub aufgewirbelt und so zahlreiche Streitschriften im Gebiete der Morphologie hervorgerufen hat, von den meisten urtheilsfähigen Zoologen aufgegeben worden, auch von solchen, die sie früher vertheidigten. Die unschätzbaren Aufschlüsse, welche uns HATSCHEK, BOVERI u. A. über die Morphologie des *Amphioxus* gegeben haben, sowie die Erkenntniss seiner nahen Beziehungen zu den Selachier-Embryonen (RÜCKERT), haben ihr den letzten Boden entzogen. Ja selbst ihr eifrigster Förderer, DOHRN, scheint neuerdings der Ansicht zuzuneigen, dass sie „für alle Zeit begraben sein wird", und tritt am Ende seiner neuesten (XV.) „Studie zur Urgeschichte des Wirbelthier-Körpers" einen verschämten Rückzug an. Die „Verschämtheit" dieser Resignation ist um so mehr lobend anzuerkennen, als DOHRN bekanntlich in seinen scharfen sophistischen Angriffen gegen seinen früheren Lehrer und weit überlegenen Meister GEGENBAUR sehr reichlich das Gegentheil jener löblichen Tugend offenbart hat.

Nachdem die falsche, 1875 aufgestellte Anneliden-Hypothese „wohl für alle Zeit begraben" ist und auch andere neuere Versuche, die Wirbelthiere von Medusen, Echinodermen oder Mollusken abzuleiten, gänzlich gescheitert sind, bleibt zur Beantwortung jener grossen Frage „vom Ursprung der Wirbelthiere" nur jene ältere Hypothese übrig, die ich schon seit 24 Jahren vertrete und im Gegensatze zu jener kurz die Chordonier-Hypothese genannt habe; wegen ihrer sicheren morphologischen Begründung und ihrer grundlegenden Bedeutung darf sie wohl auf den Rang einer naturgemässen phylogenetischen Theorie Anspruch machen und darf als die „Chordonier-Theorie" bezeichnet werden.

Ich habe diese Chordonier-Theorie zuerst im Jahre 1867 in akademischen Vorträgen entwickelt, aus denen die „Natürliche Schöpfungsgeschichte" hervorging. In der ersten Auflage dieses Buches (1868, S. 409, 439, 504) suchte ich, gestützt auf die

epochemachenden Entdeckungen von KOWALEVSKY, den Beweis zu führen, dass „unter allen uns bekannten wirbellosen Thieren zweifelsohne die Mantelthiere die nächste Blutsverwandtschaft mit den Wirbelthieren besitzen; sie sind als nächste Verwandte derjenigen Würmer zu betrachten, aus denen sich dieser letzte Stamm entwickelt hat. Natürlich wollen wir damit nicht sagen, dass die Wirbelthiere von den Mantelthieren abstammen, sondern nur, dass beide Gruppen aus gemeinsamer Wurzel enssprossen sind. Offenbar haben sich während der Primordial-Zeit die echten Wirbelthiere (und zwar zunächst die Schädellosen) aus einer Würmergruppe fortschreitend entwickelt, aus welcher nach einer anderen rückschreitenden Richtung hin die degenerirten Mantelthiere hervorgingen" (a. a. O. S. 439). Jene gemeinsame ausgestorbene Stammgruppe sind eben die Prochordonier; ihr ontogenetisches Schattenbild ist uns noch heute getreu erhalten in dem Chordula-Keim der Vertebraten und Tunicaten; etwas modificirt existirt es noch heute selbstständig in der Klasse der Copelaten (Appendicaria, S. 440).

Die werthvollste Unterstützung und sachkundigste Begründung erhielt die Chordonier-Hypothese vor Allem durch CARL GEGENBAUR. Dieser kritisch vergleichende Morphologe vertrat dieselbe schon 1870, in der zweiten Auflage seiner „Grundzüge der vergleichenden Anatomie" (S. 191, 576); zugleich machte derselbe hier zuerst auf die wichtigen morphologischen Beziehungen aufmerksam, welche zwischen den Mantelthieren und einem erst neuerdings bekannt gewordenen Wurme bestehen, dem *Balanoglossus*; letzteren betrachtet er mit Recht als Vertreter einer besonderen Würmer-Klasse, die er „Darmathmer" nannte (*Enteropneusti*, a. a. O. S. 158, 224). Auch bei vielen späteren Gelegenheiten hat GEGENBAUR auf die nahe Blutsverwandtschaft der Tunicaten und Vertebraten hingewiesen und einleuchtend die Gründe entwickelt, welche uns zu der phylogenetischen Hypothese berechtigen, beide Stämme von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten, einem ungegliederten wurmartigen Thiere, welches eine axiale Chorda zwischen dem dorsalen Nervenrohr und dem ventralen Darmrohr besass.

Weitere sehr werthvolle Unterstützungen hat später die Chordonier-Theorie durch die ontogenetischen und morphologischen Untersuchungen vieler hervorragender Zoologen und Anatomen gewonnen, unter denen wir namentlich C. KUPFFER, B. HATSCHEK, F. BALFOUR, E. VAN BENEDEN und JULIN hervorheben wollen. Seitdem wir namentlich durch HATSCHEK'S „Studien über Entwickelung des Amphioxus" alle Einzelheiten in der Keimesgeschichte dieses

niedersten Wirbelthieres genau kennen gelernt haben, hat dieselbe für unsere Anthropogenie eine so entscheidende Bedeutung gewonnen, dass wir sie als phylogenetische Urkunde ersten Ranges für die Beantwortung der vorliegenden Fragen überall in den Vordergrund stellen müssen.

Der Werth der ontogenetischen Thatsachen, welche uns jener einzige noch existirende Acranier an die Hand giebt, ist für unsere phylogenetischen Untersuchungen um so höher zu schätzen, als leider die Paläontologie gar keine Urkunden über den Ursprung der Wirbelthiere liefert. Denn alle die wirbellosen Vorfahren derselben waren ebenso weiche, skeletlose Thiere, und daher ihre Reste der Erhaltung in versteinertem Zustande ebensowenig fähig, wie es auch bei den niedersten Wirbelthieren selbst noch der Fall ist, bei den Acraniern und Cyclostomen. Dasselbe gilt ja überhaupt für den grössten Theil der Würmer oder wurmartigen Thiere, für jenes weite Gebiet von ungegliederten Helminthen, deren einzelne Classen und Ordnungen so weit in ihrer Organisation auseinandergehen. Die isolirten kleineren und grösseren Gruppen dieses formenreichen Stammes sind als einzelne noch grünende Aeste eines ungeheuren, vielverzweigten Baumes aufzufassen, dessen grösster Theil längst abgestorben ist, und von dessen früherer Gestaltung keine einzige Versteinerung berichtet. Trotzdem sind aber einzelne jener überlebenden Gruppen von höchster phylogenetischer Bedeutung und geben uns deutliche Fingerzeige für den Weg, auf welchem sich die Chordonier aus den Helminthen und diese aus Coelenterien entwickelt haben.

Versuchen wir nun, die wichtigsten unter jenen alten palingenetischen Formen aus den gestaltenreichen Gruppen der Niederthiere und Wurmthiere herauszusuchen, so versteht es sich von selbst, dass keine einzige derselben als das unveränderte oder auch nur als ein wenig verändertes Abbild jener längst ausgestorbenen Stammform anzusehen ist. Die eine Form hat dieses, die andere Form jenes Merkmal der ursprünglichen niederen Organisation bewahrt, während andere Körpertheile sich weiter entwickelt und eigenthümlich ausgebildet haben. Es wird daher hier mehr, als in anderen Theilen unseres Stammbaums, darauf ankommen das Gesammtbild der Entwickelung im Auge zu behalten und die unwesentlichen, secundären Erscheinungen von den wesentlichen, primären zu sondern. Zugleich wird es vortheilhaft sein, vor Allem die wichtigsten Fortschritte der Organisation hervorzuheben, durch welche allmählich die *Gastraea* zur *Chordaea* emporstieg.

Einen ersten wichtigen Anhaltspunkt liefert uns hier die bilaterale Gastrula des Amphioxus (Fig. 214, S. 426). Die zweiseitige und dreiaxige Grundform desselben deutet darauf hin, dass schon sehr frühzeitig die Gastraeaden — die gemeinsame Stammgruppe aller Metazoen — sich in zwei divergente Gruppen spalteten: die einaxige Gastraea (— die ursprüngliche eiförmige Art, mit kreisrundem Querschnitt —) setzte sich fest und liess aus sich zwei Stämme hervorgehen, die Spongien und die Cnidarien (letztere alle von einfachen hydra-ähnlichen Polypen abzuleiten). Die dreiaxige Gastraea hingegen (— die abgeleitete zweiseitige Art, mit ovalem Querschnitt —) nahm bei der schwimmenden oder kriechenden Ortsbewegung eine bestimmte Richtung und Haltung des Körpers an, für deren Erhaltung die gleichmässige Vertheilung der Last auf beide Körperhälften (rechte und linke) von grossem Vortheil war; so entwickelte sich die typische zweiseitige Grundform, die durch drei verschiedene Richtaxen bestimmt wird: I. die Hauptaxe oder Längsaxe (mit oralem und aboralem Pole); II. die Pfeilaxe oder Rückenbauchaxe (mit dorsalem und ventralem Pole); III. die Queraxe oder Frontal-Axe (mit rechtem und linkem Pole); die beiden ersten Axen sind ungleichpolig, die letzte ist gleichpolig. Dieselbe zweiseitige oder dipleurale Grundform finden wir auch bei allen unseren künstlichen Bewegungs-Werkzeugen, Wagen, Schiffen u. s. w.; denn sie ist die weitaus beste und vortheilhafteste, wenn der Körper sich in einer beständigen festen Haltung und bestimmten Richtung fortbewegen soll. Die natürliche Zuchtwahl wird daher schon sehr frühzeitig diese zweiseitige Grundform bei einem Theile der Gastraeaden entwickelt und so die Stammformen aller zweiseitigen Thiere oder Bilaterien hervorgebracht haben.

Die *Gastraea bilateralis*, als deren palingenetische Wiederholung wir die zweiseitige Gastrula des *Amphioxus* betrachten dürfen, stellte den zweiblätterigen Organismus der ältesten Metazoen in einfachster Form dar: das vegetale Entoderm, welches die einfache Darmhöhle derselben auskleidete, diente zur Ernährung; das flimmernde Exoderm, welches die äussere Decke bildete, besorgte die Orts-Bewegung und Empfindung; die beiden Urmesoderm-Zellen endlich, welche rechts und links an dem Bauchrande des Urmundes lagen, waren Gonidien oder Geschlechtszellen und vermittelten die Fortpflanzung. Für die Erkenntniss der weiteren Entwickelungsstufen, welche aus dieser Gastraea zunächst hervorgingen, sind besonders bedeutungsvoll: I. die genaue Vergleichung der Keimzu-

stände des Amphioxus, welche zwischen seiner *Gastrula* und *Chordula* liegen; II. die morphologische Vergleichung der einfachsten Plattenthiere oder Platoden (*Turbellarien*) und mehrerer Gruppen von ungegliederten Wurmthieren oder Helminthen (*Gastrotrichen*, *Nemertinen*, *Enteropneusten*).

Die Plattenthiere (*Platodes*) sind desshalb hier in erster Linie zu betrachten, weil sie auf der Grenze zwischen den beiden Hauptgruppen der Metazoen stehen, zwischen den Niederthieren (*Coelenteria*) und den Oberthieren (*Coelomaria*); vergl. den Stammbaum S. 499. Mit den ersteren theilen sie den Mangel der Leibeshöhle, des Afters und des Blutgefäss-Systems; mit den letzteren haben sie gemein die zweiseitige Grundform, den Besitz von ein paar Nephridien oder Nieren-Canälen, und die Ausbildung eines Scheitelhirns oder epistomalen Nervenknotens. Von den drei Klassen der Plattenthiere kommt hier nur die erste und älteste in Betracht, die Strudelwürmer (*Turbellaria*); die beiden anderen Klassen, die Saugwürmer (*Trematoda*) und die Bandwürmer (*Cestoda*), sind Schmarotzer, welche aus jener Stammklasse durch Anpassung an parasitische Lebensweise und Degeneration hervorgegangen sind.

Die Strudelwürmer (*Turbellaria*) sind heute noch durch zahlreiche, sehr verschiedene Formen vertreten, die theils im Meere, theils im Süsswasser leben. Von diesen sind wahrscheinlich als die ältesten und ursprünglichsten jene niedersten und winzig kleinen Formen zu betrachten, die man wegen ihrer einfachen Darmbildung als Stabdarmthiere (*Rhabdocoela*) bezeichnet. Ihr Körper ist meist nur wenige Millimeter lang, von ganz einfacher, länglich-runder, ovaler oder lanzettförmiger Gestalt (Fig. 244). Die Oberfläche ist mit einfachem Wimper-Epithel bedeckt, einer Schicht von flimmernden Exoderm-Zellen. Der ernährende Darmcanal ist noch der einfache Urdarm der Gastraea (*d*), mit einer einzigen Oeffnung, die Mund und After zugleich ist (*m*). Jedoch hat sich am Munde eine Einstülpung des Exoderms gebildet, durch welche ein muskulöser Schlundkopf entstanden ist (*sd*). Sehr bemerkenswerth ist, dass die Mundöffnung der Turbellarien (— dem Urmunde der Gastraea homolog —) innerhalb dieser Klasse die verschiedenste Lage in der Mittellinie der Bauchfläche haben kann; bald liegt sie hinten (*Opisthomum*), bald in der Mitte (*Mesostomum*), bald vorn (*Prosostomum*). Diese ventrale Wanderung des Mundes von hinten nach vorn ist desshalb sehr interessant, weil sie einer phylogenetischen Mundwanderung entspricht.

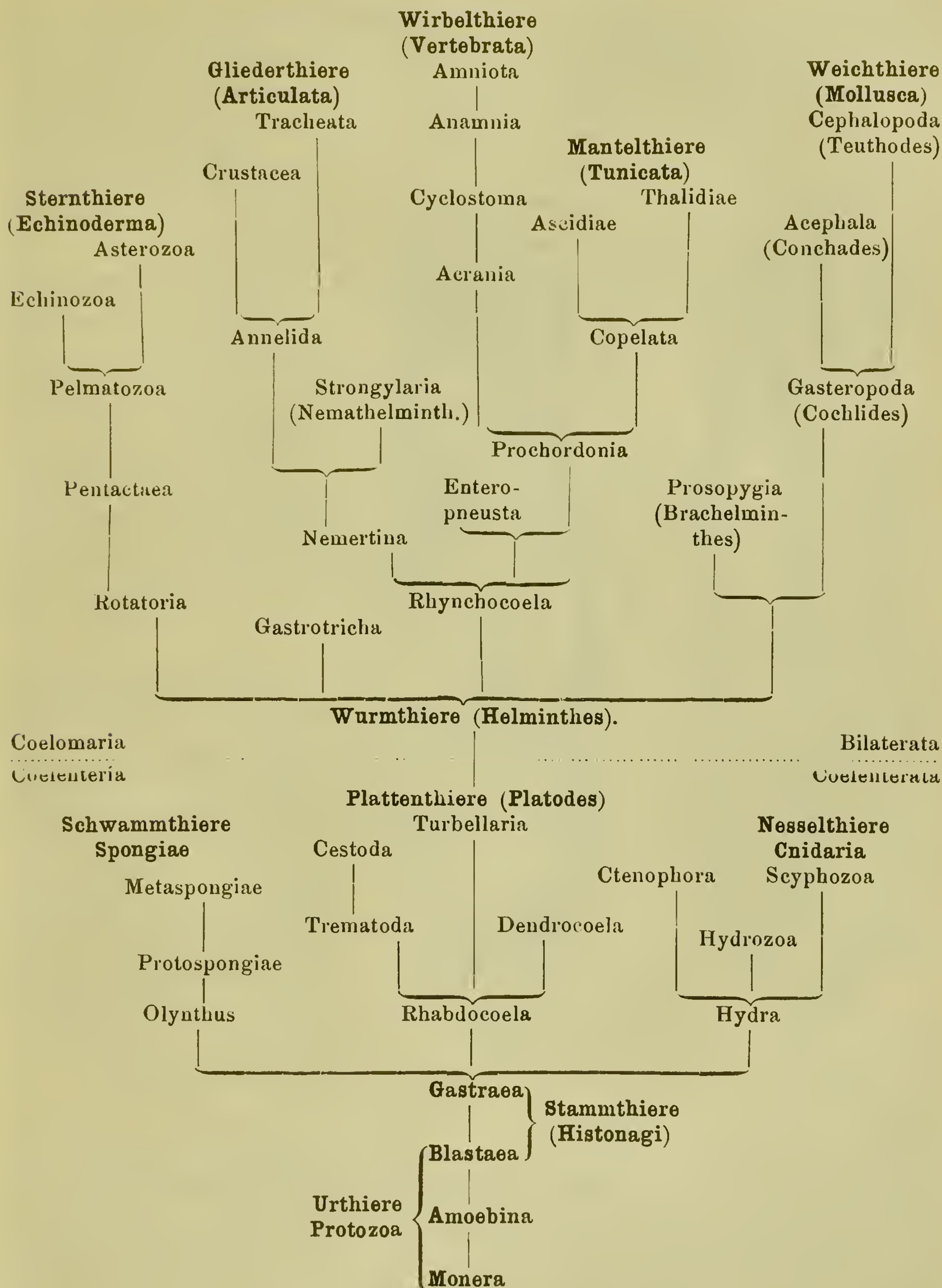
Zweiundzwanzigste Tabelle.

Phylogenetisches System des Thierreichs, gegründet auf die Gastraea-Theorie.

Unterreiche des Thierreichs.	Hauptgruppen des Thierreichs.	Stämme des Thierreichs.	Hauptklassen des Thierreichs.
I. Urthiere **Protozoa.** Ohne Urdarm. Ohne Keimblätter und Gewebe.	I. Zellenthiere **Protozoa.** Einzellige Thiere (selten vielzellige Coenobien).	1. Wurzelthiere **Rhizopoda.**	1. Monera. 2. Amoebina. 3. Thalamophora. 4. Radiolaria.
		2. Flimmerthiere **Infusoria.**	1. Flagellata. 2. Ciliata.
II. Darmthiere **Metazoa.** Mit Urdarm. Mit Keimblättern und Geweben. ——— Vielzellige Thiere mit Eifurchung und Gastrulation. ——— Primäre Keimformen: *Blastula* (einblätterig) und *Gastrula* (zweiblätterig). ——— Die *Blastaeaden*, auf der Grenze zwischen Protozoen und Metazoen (Hohlkugeln mit Blastoderm-Hülle), besitzen noch keinen Urdarm. ———	II. A. Niederthiere **Coelenteria.** Zoophyta oder **Coelenterata.** ——— Ohne Leibeshöhle, ohne Blut, ohne After-Oeffnung	3. Stammthiere **Histonagi.**	1. Blastaeada (Catallacta). 2. Gastraeada (Physemaria).
		4. Schwammthiere **Spongiae.**	1. Protospongiae 2. Metaspongiae.
		5. Nesselthiere **Cnidaria.**	1. Hydrozoa. 2. Scyphozoa. 3. Ctenophora.
		6. Plattenthiere **Platodes.**	1. Turbellaria. 2. Trematoda. 3. Cestoda.
	II. B. Oberthiere **Coelomaria.** Bilateria oder **Bilaterata.** ——— Mit Leibeshöhle, meistens mit Blut und mit After-Oeffnung.	7. Wurmthiere **Helminthes.**	1. Rotatoria. 2. Strongylaria. 3. Rhynchocoela. 4. Prosopygia.
		8. Weichthiere **Mollusca.**	1. Cochlides. 2. Conchades. 3. Teuthodes.
		9. Gliederthiere **Articulata.**	1. Annelida. 2. Crustacea. 3. Tracheata.
		10. Sternthiere **Echinoderma.**	1. Echinozoa. 2. Pelmatozoa. 3. Asterozoa.
		11. Mantelthiere **Tunicata.**	1. Copelata. 2. Ascidiae. 3. Thalidiae.
		12. Wirbelthiere **Vertebrata.**	1. Acrania. 2. Craniota.

Dreiundzwanzigste Tabelle.

Monophyletischer Stammbaum des Thierreichs, gegründet auf die Gastraea-Theorie.



Eine solche hat wahrscheinlich bei den Platoden-Ahnen der meisten (oder aller?) Coelomarien stattgefunden; der bleibende Mund oder Dauermund (*Metastoma*) liegt hier am vorderen Ende (Oral-Pol), während der ursprüngliche Urmund (*Prostoma*) am hinteren Ende des bilateralen Körpers lag.

Zwischen den beiden primären Keimblättern, von denen das äussere animale die Oberhaut, das innere vegetale die Darmhaut bildet, findet sich bei den meisten Turbellarien eine enge Höhle, in welcher einige secundär entstandene Organe liegen. Diese Höhle ist der Rest der Keimhöhle (*Blastocoel*, S. 159), oder der „primären Leibeshöhle“; sie ist nicht zu verwechseln mit der echten oder „secundären Leibeshöhle“, welche den meisten Coelomarien zukommt, aber den Platoden noch fehlt. Die wichtigsten und

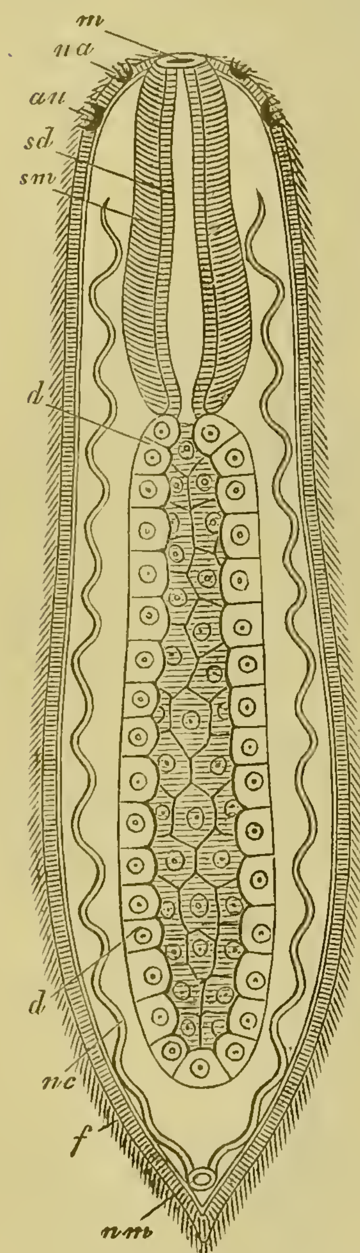


Fig. 244.

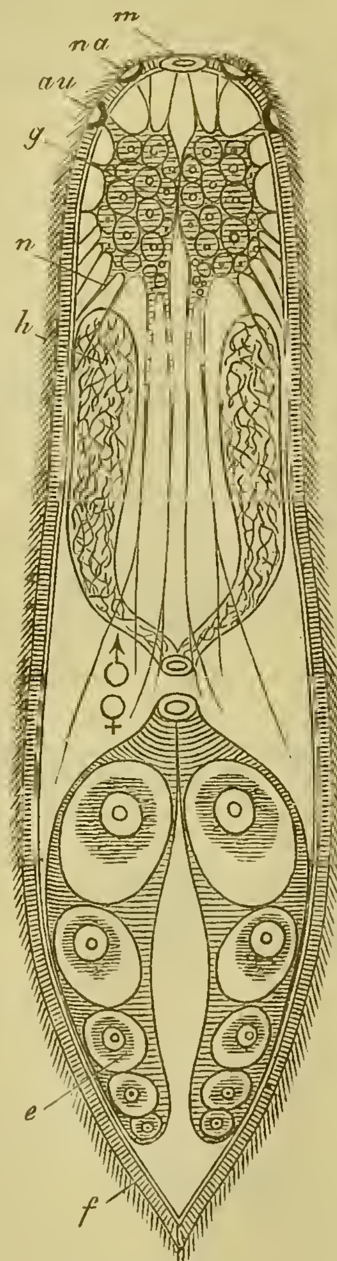


Fig. 245.

Fig. 244. **Ein einfacher Strudelwurm** (*Rhabdocoelum*). *m* Mund. *s* Schlund. *sd* Schlund-Epithel. *sm* Schlund-Muskulatur. *d* Magendarm. *nc* Nierencanäle. *nm* Nierenmündung. *au* Auge. *na* Geruchsgrube. (Schema).

Fig. 245. **Derselbe Strudelwurm**, um die übrigen Organe zu zeigen. *g* Gehirn. *au* Auge. *na* Geruchsgrube. *n* Nerven. *h* Hoden. ♂ Männliche Oeffnung. ♀ Weibliche Oeffnung. *e* Eierstock. *f* Flimmernde Oberhaut. (Schema.)

ältesten von jenen Organen sind die Geschlechts-Werkzeuge; sie zeigen innerhalb dieser Platoden-Klasse sehr mannichfaltige Bildungs-Verhältnisse; im einfachsten Falle sind bloss zwei Paar Gonaden oder Geschlechtsdrüsen vorhanden, ein paar Hoden (Fig. 245 *h*) und ein paar Eierstöcke (*e*); dieselben öffnen sich nach aussen bald durch eine gemeinsame mediane Oeffnung (*Monogonopora*), bald

getrennt, die weibliche Oeffnung hinter der männlichen (*Digonopora*, Fig. 245). Die paarigen Geschlechtsdrüsen entwickeln sich ursprünglich aus den beiden Promesoblasten oder den „Urmesodermzellen" (Fig. 215 *p*, S. 427). Indem diese ältesten Mesoderm-Anlagen sich ausdehnten und bei den späteren Nachkommen der Platoden durch Aushöhlung zu geräumigen „Geschlechts-Taschen" wurden, entstanden wahrscheinlich daraus die paarigen Coelom-Taschen, die echten Leibeshöhlen der höheren Metazoen (*Enterocoelier*).

Während die Gonaden zu den phylogenetisch ältesten Organen gehören, sind die wenigen übrigen secundären Organe, welche wir noch bei den Plattenthieren zwischen Darmwand und Leibeswand antreffen, als jüngere, spätere Entwickelungs-Producte anzusehen. Eines der wichtigsten und ältesten unter diesen letzteren sind die Nieren oder *Nephridien*, welche die Ausscheidung unbrauchbarer Säfte aus dem Körper besorgen (Fig. 244 *nc*). Diese Harn-Organe oder „Excretions-Organe" (oft auch „Wassergefässe" genannt) sind ursprünglich wohl als vergrösserte Hautdrüsen aufzufassen); ein paar Canäle, welche der Länge nach den Körper durchziehen und getrennt oder vereinigt nach aussen münden (*nm*). Oft sind sie mit vielen Aesten versehen. Den übrigen Coelenterien (Gastraeaden, Spongien, Cnidarien) fehlen solche besondere Ausscheidungs-Organe noch ganz; sie treten zuerst bei den Platoden auf und haben sich von ihnen direct auf die Helminthen, von diesen auf die höheren typischen Thierstämme vererbt. Man kann die ursprünglichsten Nierenformen, wie sie bei den niedersten und ältesten Bilaterien (Platoden, Rotatorien, Nematoden etc.) sich finden und ein paar Lateral-Canäle bilden, als Vornieren (*Protonephridia*) bezeichnen, im Gegensatze zu den Dauernieren (*Metanephridia*) der höheren Metazoen; bei diesen treten anfänglich im Keime auch zunächst die ersteren auf, später werden sie aber durch die letzteren ersetzt oder substituirt (Hatschek).

Als ein sehr wichtiges neues Organ der Platoden, welches ihren Gastraeaden-Ahnen noch gänzlich fehlte, ist endlich das einfache Nervensystem derselben zu ernähren. Dasselbe besteht aus ein paar einfachen Hirnknoten (Fig. 245 *g*) und aus feinen Nervenfäden, welche von diesem ausstrahlen; dieselben gehen theils als Willensnerven (oder motorische Fasern) zu der dünnen, unter der Haut sich entwickelnden Muskelschicht; theils als Empfindungsnerven (oder sensible Fasern) zu den Sinneszellen der flimmernden Oberhaut (*f*). Viele Turbellarien haben auch schon besondere

Sinnesorgane: ein paar flimmernde Geruchsgrübchen (*na*), einfache Augen (*au*), seltener Gehörbläschen. Ein paar stärkere Seiten-Nerven, die sich bei vielen Plattenthieren entwickeln, sind desshalb wichtig, weil sie bei vielen ihrer Nachkommen sich zu höheren Nerven-Centralorganen ausbilden. Ebenso ist auch der paarige Hirnknoten (*g*), welcher vorn unter der Rückenhaut, über dem Vorderdarm liegt, von höchster Bedeutung; denn dieses Scheitelhirn (*Acroganglion*), welches ursprünglich als Scheitelplatte (*Acroplatea*) in der äusseren Oberhaut entsteht, ist die exodermale Grundlage nicht allein für den direct daraus entstandenen „Oberen Schlundknoten“ der Helminthen, sondern auch für das Medullarrohr der Wirbelthiere.

Gemäss der vorstehenden Darstellung nehme ich an, dass die ältesten und einfachsten Platoden direct aus bilateralen Gastraeaden entstanden sind, durch Ausbildung mesodermaler Gonaden und Nephridien, sowie des exodermalen Scheitelhirns. Nach dieser Hypothese, die ich schon 1872 in der ersten Skizze der Gastraea-Theorie (Kalkschwämme I, S. 465) aufgestellt habe, besteht keine directe Verwandtschaft zwischen den Plattenthieren und Nesselthieren; diese letzteren, die Cnidarien (Hydrozoen und Scyphozoen) sind unabhängig von ersteren aus einaxigen Gastraeaden hervorgegangen; erst secundär haben sich diese monaxonen Gastraeaden festgesetzt und in Folge dessen die radiale Grundform erworben. Nach meiner Ueberzeugung befinden sich unter sämmtlichen Ahnen der Wirbelthiere keine festsitzenden und keine radialen Formen.

Im Gegensatze zu dieser älteren „Bilateral-Platoden-Hypothese“ (1872) steht die neuerdings aufgestellte „Radial-Platoden-Hypothese“ (1884); sie wird von hervorragenden Kennern der Plattenthiere vertreten. Diese nehmen an, dass die bilateralen Platoden zunächst von Ctenophoren abstammen (Zwischenformen: *Coeloplana* und *Ctenoplana*); diese von vierstrahligen Craspedoten (oder niederen Medusen). Da die letzteren ursprünglich von festsitzenden Polypen (*Hydra*) abstammen, so muss man annehmen, dass zur Ahnen-Reihe der Plattenthiere (und also auch der Wirbelthiere) eine Anzahl von festsitzenden Seethieren gehört, und dass deren radialer Körperbau erst später in den bilateralen übergegangen ist.

An die bedeutungsvolle uralte Stamm-Gruppe der Turbellarien schliessen sich nun zunächst eine Anzahl von jüngeren Chordonier-Ahnen an, die wir im Thier-System zum Stamme der *Helminthes* oder der „ungegliederten Wurmthiere“

stellen müssen. Diese *Helminthes* oder *Vermes*, die „eigentlichen Würmer“ (neuerdings auch *Scolecida* genannt), sind bekanntlich das Leidenskreuz oder die „Rumpelkammer“ der systematischen Zoologie, weil die dazu gehörigen Klassen sehr verwickelte Verwandtschafts-Beziehungen zeigen; einerseits zu den tiefer stehenden Platoden, anderseits zu den höher stehenden typischen Thierstämmen. Wenn wir jedoch einerseits die Plattenthiere, anderseits die Anneliden (oder Ringelthiere) aus diesem Stamme ausschliessen, so ergiebt sich eine ziemlich befriedigende Einheit der Organisation für alle darin vereinigten Thierklassen. Ich habe den so beschränkten Stamm der Helminthen in der neuesten Auflage meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (1889, S. 540) in vier Hauptklassen und zwölf Klassen eingetheilt. Von diesen sind zwei Hauptklassen oder Cladome für uns hier ohne Bedeutung, weil sie nach meiner Auffassung keine Chordonier-Ahnen enthalten; das sind erstens die Rundwürmer oder *Strongylarien* (Nematoden, Acanthocephalen, Chätognathen); und zweitens die Armwürmer oder *Prosopygier* (Bryozoen, Brachiopoden, Phoroneen, Sipunculeen). Dagegen sind für unsere Aufgabe von Interesse die beiden anderen Cladome, die Radwürmer (*Rotatoria*) und die Rüsselwürmer (*Rhynchocoela*); zu ersteren gehören die Ichthydinen und Rotiferen, zu letzteren die Nemertinen und Enteropneusten. Unter diesen Helminthen befinden sich einzelne bedeutungsvolle Formen, welche in der Ausbildung ihrer Organisation wichtige Fortschritte von der Platoden-Stufe zur Chordonier-Stufe erkennen lassen.

Unter diesen phylogenetischen Fortschritten sind drei neue Erscheinungen von ganz besonderer Bedeutung: 1. die Bildung einer echten (secundären) Leibeshöhle (*Coeloma*); 2. die Entstehung einer zweiten Darmöffnung, des Afters (*Anus*); 3. die Ausbildung eines Blutgefässsystems (*Vasorium*). Die grosse Mehrzahl der Helminthen besitzt schon diese drei Merkmale, die alle den Platoden noch fehlen; bei den übrigen Wurmthieren sind doch wenigstens ein oder zwei derselben zur Ausbildung gelangt.

Sehr nahe an die Platoden schliessen sich zunächst die Ichthydinen an (*Gastrotricha*); kleine, im Süsswasser und im Meere lebende Würmchen, welche nur 0,1—0,5 mm Länge erreichen. Ich vereinige diese primitiven Würmer mit den eigentlichen Räderthierchen (*Rotifera*) in der Hauptklasse der Rotatorien. Man kann die Gastrotrichen als directe Uebergangsformen von den Turbellarien zu den Rotiferen ansehen, wie sie thatsächlich zwischen beiden in der Mitte stehen. Die Zoologen haben aber ihre Stellung

im System sehr verschieden beurtheilt. Nach meiner Auffassung stehen dieselben ganz nahe den Rhabdocoelen (Fig. 244, 245) und unterscheiden sich von ihnen wesentlich nur durch ein Merkmal, durch den Besitz eines Afters am hinteren Ende (Fig. 246 *a*). Auch sind die Flimmerhaare, welche bei den Turbellarien die ganze Oberfläche bedecken, bei den Gastrotrichen auf zwei flimmernde

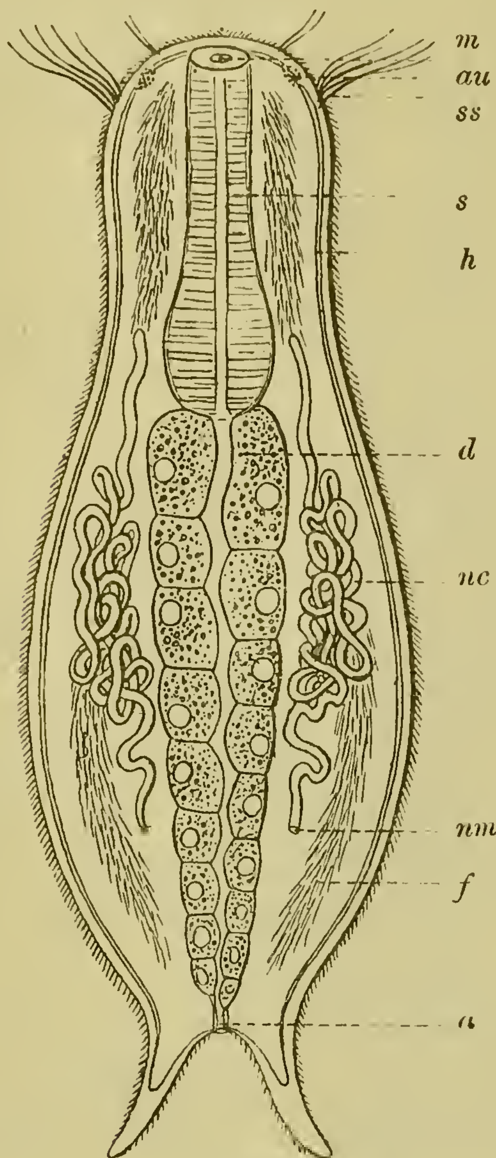


Fig. 246.

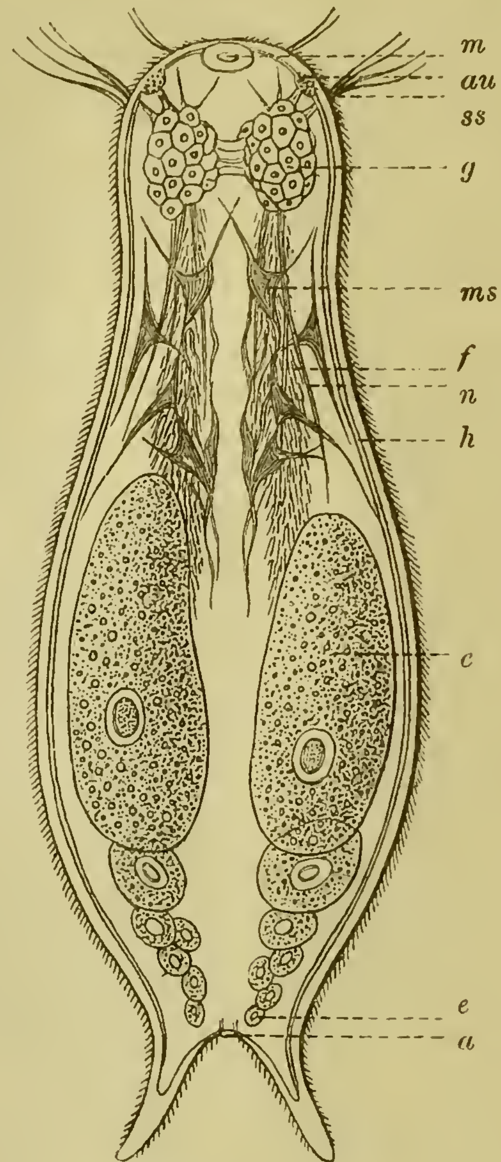


Fig. 247.

Fig. 246 und 247. **Chaetonotus, eine einfachste Helminthen-Form**, aus der Gruppe der Gastrotrichen. *m* Mund, *s* Schlund, *d* Darm, *a* After, *g* Gehirn, *n* Nerven, *ss* Sinneshaare, *au* Augen, *ms* Muskelzellen, *h* Haut, *f* Flimmerbänder der Bauchfläche, *nc* Nephridien, *nm* deren Mündung, *e* Eierstöcke.

Wimperbänder (*f*) an der Bauchfläche des länglich-runden Körpers beschränkt, während die Rückenfläche Borsten trägt. Im Uebrigen ist die Organisation beider Klassen fast dieselbe. Hier wie dort besteht der Darm aus einem muskulösen Schlund (*p*) und einem drüsigen Urdarm (*d*). Ueber dem Schlunde liegt das paarige Gehirn (Acroganglion, *g*). Seitlich vom Urdarm liegen ein paar geschlängelte Vornieren-Canäle (Wassergefässe oder Pronephridien, *nc*), die an der Bauchseite münden (*nm*). Hinten finden sich ein paar einfache

Geschlechtsdrüsen oder Gonaden (Fig. 247 *e*). Die enge Leibeshöhle, welche den Darm umschliesst, wird gewöhnlich für eine primäre Leibeshöhle gehalten (Blastocoel); es ist aber möglich, dass dieselbe erst durch Ausdehnung der paarigen Geschlechts-Taschen entsteht, welche vom After (oder Urmunde) aus nach vorn wachsen; dann würde sie bereits als secundäre Leibeshöhle (Enterocoel) zu deuten sein.

Während sich so die Ichthydinen noch eng an die Stammgruppe der Platoden anschliessen, führt uns dagegen ein weiterer Weg zu jenen beiden Helminthen-Klassen, die wir im Cladome der Rüsselwürmer (*Rynchocoela*) vereinigen; das sind erstens die Schnurwürmer (*Nemertina*) und zweitens die Eichelwürmer (*Enteropneusta*). Beide Klassen besitzen noch ein vollständiges Flimmerkleid der Oberhaut, ein Erbstück von den Turbellarien und Gastraeaden; beide haben auch bereits zwei Darmöffnungen, Mund und After, gleich den Gastrotrichen. Aber ein wichtiges neues Organ-System, das jenen älteren Formen noch ganz fehlt, tritt hier zum ersten Male auf, das Blutgefäss-System (Vasorium). In dem stärker entwickelten Mesoderm oder mittleren Keimblatte erscheinen einige contractile Längscanäle, welche durch ihre Zusammenziehungen das Blut im Körper umherbewegen, die ersten Blutgefässe.

Die Schnurwürmer (*Nemertina*) waren früher mit den viel tiefer stehenden Turbellarien vereinigt. Sie unterscheiden sich von diesen sehr wesentlich durch den Besitz des Afters und der Blutgefässe, sowie auch durch andere Merkmale höherer Organisation. Sie haben meistens die Gestalt eines schmalen, langen Bandes oder einer mehr oder weniger platten Schnur; neben vielen sehr kleinen Formen giebt es Riesen-Arten, die bei 5—10 cm Breite eine Länge von mehreren Metern (selbst über 10—15 Meter) erreichen. Die meisten leben im Meere, einige auch im Süsswasser und auf feuchter Erde. In der inneren Organisation schliessen sich die Nemertinen einerseits an die niederen Strudelwürmer an, andererseits an die höheren Helminthen, insbesondere an die Eichelwürmer. Auch als Vorstufen höherer Metazoen-Stämme sind sie neuerdings mehrfach betrachtet und mit den Ahnen bald der Gliederthiere, bald der Wirbelthiere in directe Verbindung gesetzt worden. Als eine Ahnenstufe der Wirbelthiere sind die Nemertinen insbesondere von HUBRECHT angesehen worden; er vergleicht ihren eigenthümlichen Rüssel mit der Hypophysis der ersteren, und die Rüsselscheide mit deren Chorda; ferner betrachtet er ein paar flim-

mernde Kopfspalten als Anfänge der Kiemenspalten und ein paar starke Seiten-Nerven als Anlagen des Medullar-Rohrs. Ich halte diese Vergleichungen von HUBRECHT für unhaltbar. Auch kann ich nur wenig Gewicht auf die beginnende Gliederung des Körpers legen, die sich in der Bildung von paarigen Seitentaschen des Darmes und mit diesen abwechselnden Geschlechts-Taschen, sowie in der Anlage querer Scheidewände äussert. Diese unvollständige Metamerie scheint eher die Articulation der Anneliden, als die Vertebration der Wirbelthiere einzuleiten. Wohl aber sind sie für letztere insofern von einiger Bedeutung, als sie gerade in diesen und in anderen Beziehungen mit der nächstfolgenden Klasse, den Eichelwürmern, übereinstimmen. Jedenfalls sind die Schnurwürmer auch insofern für uns von hohem phylogenetischen Interesse, als sie die niedersten und ältesten unter allen heute noch lebenden blutführenden Thieren sind. Wir begegnen hier zum ersten Male wirklichen Blutgefässen, welche echtes Blut im Körper umherführen, jenen wichtigen, an Nahrungsstoffen reichen Saft, welcher in der Ernährung, der Athmung und dem Stoffwechsel aller höheren Thieren eine so grosse Rolle spielt. Ja, das Blut ist sogar bei einigen Nemertinen roth gefärbt, und der rothe Farbstoff ist echtes Haemoglobin, an elliptische, scheibenförmige Blutzellen gebunden, wie bei den Wirbelthieren. Die meisten Schnurwürmer besitzen zwei oder drei parallele Blut-Canäle,

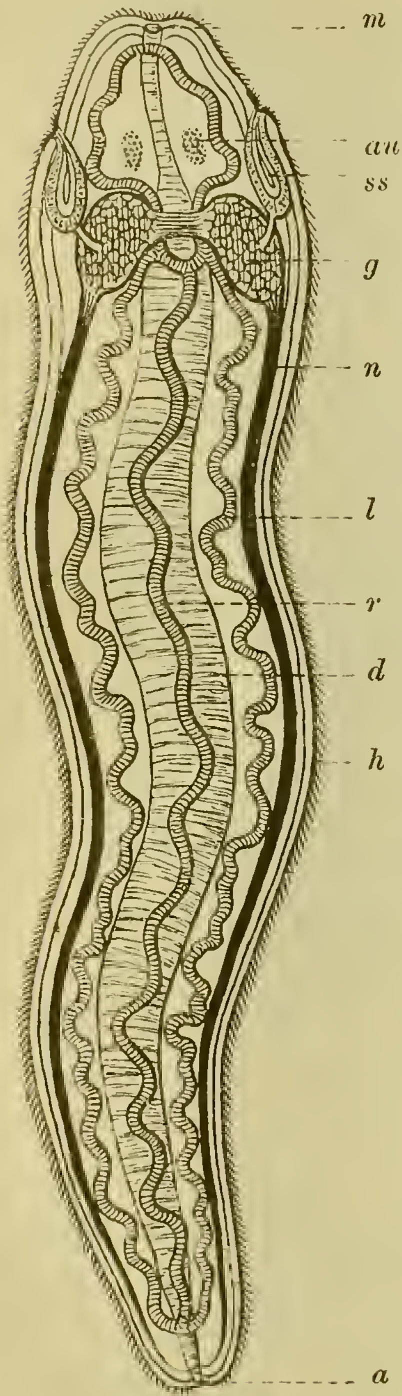


Fig. 248. Ein einfacher Schnurwurm (Nemertine). *m* Mund, *d* Darm, *a* After, *g* Gehirn, *n* Nerven, *h* Flimmerhaut, *ss* Sinnesgruben (Kopfspalten), *au* Augen, *r* Rückengefäss, *l* Seitengefässe.

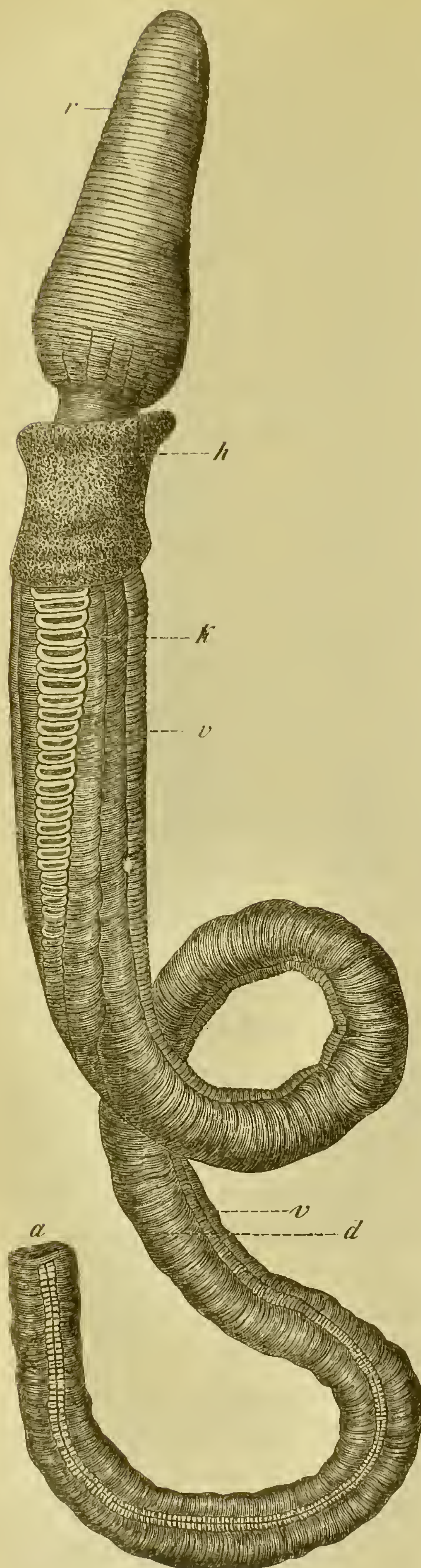
die der Länge nach durch den Körper laufen und vorn und hinten durch Schlingen, oft auch durch viele ringförmige Anastomosen verbunden sind. Das wichtigste von diesen primitiven Blutgefässen ist dasjenige, welches in der Mittellinie des Rückens über dem Darme liegt (Fig. 248 *r*); es kann sowohl dem Rückengefässe der Gliederthiere, als der Aorta der Wirbelthiere vergleichen

werden. Rechts und links laufen die beiden geschlängelten Seitengefässe (Fig. 248 *l*).

An die Nemertinen schliesse ich als entfernte Verwandte die Eichelwürmer (*Enteropneusta*) an; sie können mit ersteren wohl unter dem Begriffe der Rüsselwürmer (*Rhynchocoela* oder *Rhynchelminthes*) vereinigt werden. Heute lebt von dieser Klasse nur noch eine einzige Gattung, mit mehreren Arten (*Balanoglossus*); diese ist aber höchst merkwürdig und kann als letzter Ueberrest einer uralten, längst ausgestorbenen Helminthen-Klasse betrachtet werden. Einerseits schliessen sich dieselben an die Nemertinen und deren directe Vorfahren, die Platoden, an; anderseits an die niedersten und ältesten Formen der Chordonier.

Die Eichelwürmer (Fig. 249) leben im Sande des Meeres und sind langgestreckte Würmer von ganz einfacher Gestalt, wie die Nemertinen. Von diesen haben sie als Erbstücke übernommen: 1. die zweiseitige Grundform, mit unvollständiger Metamerie; 2. die Flimmerdecke der weichen Oberhaut; 3. die paarigen Reihen der Darmtaschen, die mit ein oder zwei Paar Längsreihen von Gonaden abwechseln; 4. den Gonochorismus oder die Geschlechtstrennung der Personen (während die Platoden-Ahnen noch Zwitter waren); 5. die bauchständige, unter einem vortretenden Rüssel gelegene Mundöffnung; 6. die endständige Afteröffnung des einfachen Darmrohrs; 7. mehrere parallele, der Länge nach verlaufende Blutcanäle; 8. das dorsale Schlundhirn oder Acroganglion.

Dagegen unterscheiden sich die Enteropneusten von ihren Nemertinen-Ahnen durch mehrere, zum Theil wichtige Eigenthümlichkeiten, die als neue Erwerbungen durch Anpassung zu erklären sind. Die weitaus wichtigste von diesen ist der Kiemendarm (Fig. 249 *k*). Der vordere Abschnitt des Darmrohrs ist in ein Athmungs-Organ verwandelt und von zwei Reihen Kiemenspalten durchbrochen; zwischen diesen findet sich ein Kiemen-Gerüst, aus Chitin-Stäbchen und -Platten gebildet. Das Wasser, welches durch die Mundöffnung aufgenommen wird, tritt durch diese Spalten nach aussen. Dieselben liegen in der Rückenhälfte des Vorderdarms, welche durch paarige Längsfalten von der Bauchhälfte unvollständig geschieden ist (Fig. 250 *A**). Diese Bauchhälfte, deren drüsige Wände mit Flimmer-Epithel bedeckt sind und Schleim absondern, entspricht der Schlundrinne oder Hypobranchial-Rinne der Chordonier (*Bn*), jenem wichtigen Organe, aus welchem die Schilddrüse der Schädelthiere entstanden ist (vergl. S. 397). Diese bedeutungsvolle Uebereinstimmung in dem ganz eigenthümlichen Bau des Kiemendarms



bei den Enteropneusten, Tunicaten und Vertebraten ist zuerst von Gegenbaur erkannt worden (1878); sie ist um so bedeutungsvoller, als in allen drei Gruppen zunächst am jungen Thiere nur ein Paar Kiemenspalten auftritt; erst nachträglich wird ihre Zahl vermehrt. Wir dürfen daraus auf eine gemeinsame Abstammung dieser drei Gruppen um so sicherer schliessen, als auch noch in anderen Beziehungen *Balanoglossus* sich den *Chordoniern* auffallend nähert. So ist namentlich sein Schlundhirn (*Acroganglion*) in einen langen dorsalen Nervenstrang ausgezogen, der über dem Darm verläuft (entsprechend dem Markrohr der Chordonier). Bateson will sogar zwischen beiden eine rudimentäre Chorda gefunden haben. Wir können die ganze Vorderhälfte des Eichelwurms (bis zum Ende des Kiemendarms) als Kopf auffassen (wie bei *Amphioxus* und den Copelaten), und ihr die Hinterhälfte (mit einfachem Leberdarm) als Rumpf gegenüberstellen.

Unter allen wirbellosen Thieren, die heute noch leben, stehen die *Enteropneusten* durch diese bedeutungsvollen Eigenthümlichkeiten den

Fig. 249. **Ein junger Eichelwurm** (*Balanoglossus*). Nach Alexander Agassiz. *r* Eichelförmiger Rüssel. *h* Halskragen. *k* Kiemenspalten und Kiemenbogen des Vorderdarmes, jederseits in einer langen Reihe hinter einander. *d* Verdauender Hinterdarm, den grössten Theil der Leibeshöhle ausfüllend. *v* Darmvene oder Bauchgefäss, zwischen zwei parallelen Hautfalten gelegen. *a* After.

Chordoniern am nächsten; sie dürfen daher als letztes Ueberbleibsel jener uralten darmathmenden Helminthen-Gruppe be-

trachtet werden, aus der auch die letzteren entsprungen sind. Unter allen Chorda-Thieren wiederum sind es die Copelaten (Fig. 230, S. 440) und die geschwänzten Larven der Ascidien (Fig. 5, Taf. X), welche sich an den jungen *Balanoglossus* zunächst anschliessen. Beide sind anderseits auf das Engste dem *Amphioxus* verwandt, jenem uralten „Urwirbelthiere", dessen hohe

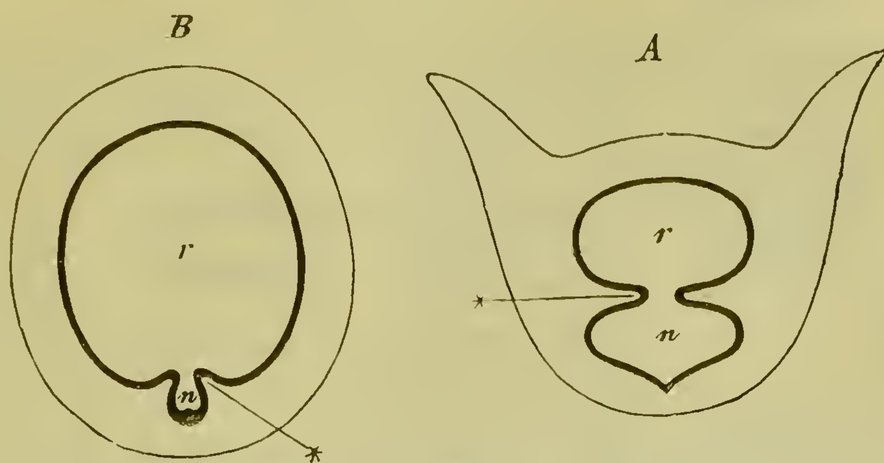


Fig. 250. **Querschnitt des Kiemendarms.** *A* von *Balanoglossus*; *B* von *Ascidia.* *r* Kiemendarm. *n* Schlundrinne. * Bauchfalten zwischen Beiden. Schematische Darstellung nach GEGENBAUR, um das Verhalten der dorsalen Kiemendarmhöhle (*r*) zur Schlundrinne oder Hypobranchial-Rinne (*n*) zu zeigen.

Bedeutung für die Stammesgeschichte unseres Geschlechts wir bereits im XVI. und XVII. Vortrage erörtert haben. Wie dort gezeigt wurde, sind die ungegliederten Mantelthiere und die gegliederten Wirbelthiere als zwei selbstständige Stämme aufzufassen, die sich nach ganz verschiedenen Richtungen hin divergent entwickelt haben. Allein die gemeinsame Wurzel beider Stämme, die ausgestorbene Gruppe der Prochordonier, ist in dem Stamme der Helminthen zu suchen, und unter allen heute noch lebenden Wurmthieren leiten uns allein die vorgenannten auf die Spur ihrer Entstehung. Gewiss haben sich die heute noch lebenden Vertreter jener wichtigen Thiergruppen, Copelaten, Balanoglossen, Nemertinen, Ichthydinen u. s. w., durch Anpassung an ihre besonderen Lebens-Bedingungen mehr oder weniger weit von dem Bilde der ursprünglichen Stammgruppen entfernt. Aber ebenso gewiss dürfen wir annehmen, dass sie bedeutungsvolle Grundzüge ihrer typischen Organisation durch Vererbung bis heute conservirt haben.

Vierundzwanzigste Tabelle.

Vorfahren-Reihe des menschlichen Stammbaums.

(*MN* = Grenze zwischen den wirbellosen und Wirbelthier-Ahnen.)

Geschichts-Perioden	Fünf Reihen unserer Vorfahren	25 Hauptstufen der thierischen Ahnen-Reihe des Menschen		Lebende nächste Verwandte der Ahnen
Primordial-Zeit. — Archozoische Perioden. — A. Laurentisch B. Cambrisch C. Silurisch. —	I. Reihe: Ahnen aus der Gruppe der Urthiere (Protozoa)	1. Moneren	**Monera**	1. *Bacteria*
		2 Einzellige Protozoen	**Amoebina**	2. *Amoeba*
		3. Coenobien Protozoen	**Moraeades**	3. *I. Morula* *II. Polycyttaria*
		4. Hohlkugeln	**Blastaeades**	4. *I. Volvox* *II. Magosphaera*
	II. Reihe: Ahnen aus der Gruppe der wirbellosen Metazoen (Evertebrata)	5. Urdarmthiere	**Gastraeades**	5. *I. Physemaria* *II. Olynthus, Hydra*
		6. Plattenthiere	**Platodes**	6. *Rhabdocoela*
		7. Wurmthiere	**Helminthes**	7. *I. Gastrotricha* *II. Nemertina*
		8. Kiemendarm-Würmer	**Entero-pneusta**	8. *Balanoglossus*
		9. Urchorda-thiere	**Prochordonia**	9. *I. Copelata* *II. Ascidien-Larven*
M				*N*
Silur-Periode	III. Reihe: Ahnen aus der Gruppe der niederen Wirbelthiere (Ichthyopsida)	10. Schädellose	**Acrania**	10. *Amphioxus*
		11. Rundmäuler	**Cyclostoma**	11. *I. Myxinoides* *II. Petromyzontes*
		12. Urfische	**Selachii**	12. *Squali* (*Haifische*)
Devon-Periode		13. Schmelzfische	**Ganoides**	13. *Sturiones* (*Störfische*)
		14. Lurchfische	**Dipneusta**	14. *I. Ceratodus* *II. Protopterus*
Carbon-Periode	IV. Reihe: Ahnen aus der Gruppe der Amphibien und Reptilien	15. Kiemenlurche	**Stegocephala**	15. *I. Proteus* *II. Siren* (*Perennibranchia*)
		16. Schwanz-lurche	**Urodela**	16. *Salamandrina*
Perm-Periode		17. Uramnioten	**Proreptilia**	17. *Hatteria*
		18. Säugereptilien	**Theromora**	18. *Lacertilia*
Mesozoa A. Trias B. Jura C. Kreide	V. Reihe: Ahnen aus der Gruppe der Säugethiere (Mammalia).	19. Ursäuger (Prototherien)	**Promammalia**	19. *I. Echidna* *II. Ornithorhynchus*
		20. Beutelthiere	**Marsupialia**	20. *Didelphys*
		21. Halbaffen	**Prosimiae**	21. *Stenops*
Tertiär-Zeit		22. Schwanzaffen	**Simiae**	22. *I. Platyrrhinae* *II. Catarrhinae*
		23. Menschen-affen	**Anthropoides**	23. *I. Hylobates* *II. Orang*
		24. Affenmen-schen	**Alali**	24. *Gorilla*
Quartär-Zeit.		25. Sprachmen-schen.	**Homines.**	25. *Australneger.*

Einundzwanzigster Vortrag.

Unsere fischartigen Ahnen.

„Die Phantasie ist ein unentbehrliches Gut: denn sie ist es, durch welche neue Combinationen zur Veranlassung wichtiger Entdeckungen gemacht werden. Die Kraft der Unterscheidung des isolirenden Verstandes sowohl, als der erweiternden und zum Allgemeinen strebenden Phantasie sind dem Naturforscher in einem harmonischen Wechselwirken nothwendig. Durch Störung dieses Gleichgewichts wird der Naturforscher von der Phantasie zu Träumereien hingerissen, während diese Gabe den talentvollen Naturforscher von hinreichender Verstandesstärke zu den wichtigsten Entdeckungen führt.“

Johannes Müller (1834).

Phylogenetisches System der Wirbelthiere. Schädellose und Schädelthiere. Rundmäuler und Kiefermäuler. Ahnen-Reihe der Fische: Urfische oder Selachier; Schmelzfische oder Ganoiden; Lurchfische oder Dipneusten.

Inhalt des einundzwanzigsten Vortrages.

Stammes-Urkunden der Vertebraten. Phylogenetisches System der Wirbelthiere: acht Klassen. Schädellose (Acrania) und Schädelthiere (Craniota). Rundmäuler (Cyclostomen) und Kiefermäuler (Gnathostomen). Verbindende Mittelstellung der Cyclostomen zwischen den Acraniern und Gnathostomen. Wichtige Unterschiede der Cyclostomen von den Fischen. Urschädelthiere, Archicranier. Die charakteristischen Eigenschaften der Kiefermäuler oder Paarnasen: der Kiemenbogen-Apparat mit den Kieferbogen, die paarige Nase, die Schwimmblase, die beiden Beinpaare. Verwandtschafts-Verhältniss der drei Fischgruppen: Urfische oder Selachier, Schmelzfische oder Ganoiden, Knochenfische oder Teleostier. Proselachier, Pleuracanthiden. Quastenflosser, Crossopterygier. Beginn des Landlebens auf der Erde. Verwandlung der Schwimmblase in die Lunge. Mittelstellung der Dipneusten zwischen den Urfischen und Amphibien. Paläozoische Dipneusten: Ctenodipterinen. Mesozoische Dipneusten: Ceratodinen. Die drei noch lebenden Dipneusten (Protopterus, Lepidosiren, Ceratodus).

Litteratur:

Johannes Müller, 1835—1845. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Carl Gegenbaur, 1864—1872. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.*

Max Schultze, 1856. *Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri.*

Paul Langerhans, 1873. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri.*

Francis Balfour, 1878. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.*

Carl Hasse, 1879. *Das natürliche System der Elasmobranchier.*

Johannes Müller, 1846. *Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden.*

Thomas Huxley, 1861. *Preliminary Essay upon the systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch. Mem. Geol. Survey Un. Kingdom.*

Th. Bischoff, 1840. *Lepidosiren paradoxa, anatomisch untersucht und beschrieben.*

Albert Günther, 1871. *Ceratodus und seine Stelle im System.* (*Archiv für Naturg.*, 37. *Bd.*)

Carl Zittel, 1887. *Paläozoologie, III. Bd.* (*Paläontologie der Fische*).

Gustav Steinmann *und* **Ludwig Döderlein**, 1890. *Elemente der Paläontologie. X. Vertebrata.*

XXI.

Meine Herren!

Unsere phylogenetische Aufgabe, unter der ungeheuren Zahl der uns bekannten Thierformen die ausgestorbenen Vorfahren unseres Geschlechtes zu ermitteln, stösst in den verschiedenen Abschnitten der menschlichen Stammesgeschichte auf sehr verschiedene Schwierigkeiten. Sehr gross waren diese in der Reihe unserer wirbellosen Helminthen-Ahnen; viel geringer sind sie in der nun folgenden Reihe unserer Wirbelthier-Ahnen. Denn innerhalb des Vertebraten-Stammes herrscht, wie wir uns bereits überzeugt haben, eine so vollständige Uebereinstimmung der typischen Organisation und Keimesentwickelung, dass wir an der phylogenetischen Einheit desselben nicht zweifeln können. Zugleich fliessen hier die Quellen der Stammes-Urkunden viel reicher und klarer.

Wie bedeutungsvoll hier vor Allem die vergleichende Keimesgeschichte der Wirbelthiere ist, und wie wir aus derselben mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes die wichtigsten Schlüsse auf deren Stammesgeschichte ziehen können, davon werden Sie sich bereits überzeugt haben. Daneben sind aber auch die reichen Quellen der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie, welche die ersteren ergänzen, für uns von unschätzbarem Werthe und bilden von nun an innerhalb des Wirbelthier-Stammbaumes unsere sichersten Leitsterne. Dank den classischen Untersuchungen von George Cuvier, Johannes Müller, Friedrich Meckel, Richard Owen, Thomas Huxley, Carl Gegenbaur, Max Fürbringer u. A. gebieten wir jetzt schon in diesem wichtigsten Abschnitte unserer Stammesgeschichte über so ausgedehnte und lehrreiche morphologische Schöpfungs-Urkunden, dass wir mit der erfreulichsten Sicherheit wenigstens die bedeutendsten Grundzüge in der Entwickelungsfolge unserer Wirbelthier-Ahnen feststellen können.

Die charakteristischen Eigenthümlichkeiten, durch welche sich sämmtliche Wirbelthiere von sämmtlichen Wirbellosen unterschei-

den, haben wir früher bereits gewürdigt, als wir den Körperbau des idealen Urwirbelthieres untersuchten (im XI. Vortrage, Fig. 95 bis 99). Vor allen anderen Merkmalen traten in den Vordergrund: 1) die Entwickelung des Urhirns zu einem dorsalen Medullarrohr; 2) die Ausbildung der Chorda zwischen Markrohr und Darmrohr; 3) die Sonderung des Darmrohres in einen vorderen Kiemendarm und hinteren Leberdarm; 4) die innere Gliederung oder Metameren-Bildung. Die drei ersten Eigenschaften theilen die Wirbelthiere noch mit den Ascidien-Larven und den Prochordoniern; die vierte Eigenschaft besitzen sie allein. Demnach bestand der wichtigste Fortschritt in der Organisation, durch welchen die ältesten Wirbelthier-Formen aus den nächst verwandten ungegliederten Chordathieren hervorgingen, in dem Erwerbe der inneren Gliederung oder Metamerie. Diese begann zunächst mit dem Zerfall der paarigen Coelomtaschen in eine Doppelreihe von Somiten oder Ursegmenten. Aus deren Dorsal-Hälften (Episomiten) entstanden die Reihen der Muskeltaschen, aus ihren Ventralhälften (Hyposomiten) die Reihen der Geschlechtstaschen. Erst später prägte sich die innere Gliederung oder Vertebration auch am Skelet, am Nervensystem und am Blutgefäss-System deutlich aus.

Das Verständniss der Stammesgeschichte der Wirbelthiere wird sehr erleichtert durch die naturgemässe Classification des Stammes, welche ich zuerst in meiner Generellen Morphologie (1866) vorgeschlagen und später in der Natürlichen Schöpfungsgeschichte mehrfach verbessert habe. (Vergl. die VIII. Aufl. der letzteren, XXIV. Vortrag.) Danach müssen wir unter den heute noch lebenden Wirbelthieren zunächst folgende 8 Klassen unterscheiden:

Systematische Uebersicht der acht Wirbelthier-Klassen:

A. Schädellose, **Acrania**:			1. Rohrherzen	1. *Leptocardia*
B. Schädelthiere, **Craniota**	a) Rundmäuler, **Cyclostoma**		2. Unpaarnasen	2. *Monorhina*
	b) Kiefermäuler (**Gnathostoma**) oder Paarnasen (**Amphirhina**)	I. Amnionlose **Anamnia**	3. Fische	3. *Pisces*
			4. Lurchfische	4. *Dipneusta*
			5. Amphibien	5. *Amphibia*
		II. Amnionthiere **Amniota**	6. Reptilien	6. *Reptilia*
			7. Vögel	7. *Aves*
			8. Säugethiere	8. *Mammalia*

Der ganze Stamm der Wirbelthiere zerfällt zunächst in die beiden Hauptabtheilungen der Schädellosen und der Schädelthiere. Von der älteren und niederen Abtheilung der Schädellosen (*Acrania*) lebt heutzutage nur noch der Amphioxus. Zu der

jüngeren und höheren Abtheilung der Schädelthiere (*Craniota*) gehören alle übrigen lebenden Wirbelthiere bis zum Menschen hinauf. Die Schädelthiere stammen direkt von den Schädellosen ab, wie diese von den Urchordathieren. Die ausführliche Untersuchung, welche wir über die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Ascidie und des Amphioxus anstellten, hat uns bereits von diesen wichtigen Beziehungen überzeugt. (Vergl. den XVI. und XVII. Vortrag, sowie Taf. X und XI nebst Erklärung.) Als die wichtigste Thatsache von der grössten Tragweite will ich nur nochmals hervorheben, dass der Amphioxus sich ganz in derselben Weise aus dem Ei entwickelt, wie die Ascidie. Bei beiden entsteht auf ganz gleichem Wege aus der einfachen Stammzelle (*Cytula*) eine kugelige *Blastula*, welche sich durch Einstülpung in die becherförmige *Gastrula* verwandelt. Aus dieser geht jene merkwürdige Larvenform hervor, welche wir *Chordula* nannten, und welche auf der Rückenseite des Darmrohrs ein Markrohr und zwischen beiden Röhren eine Chorda entwickelt. Später sondert sich dann das Darmrohr (ebenso bei der Ascidie wie beim Amphioxus) in den vorderen Kiemendarm und den hinteren Leberdarm. Diese fundamentalen Thatsachen konnten wir nach dem biogenetischen Grundgesetze für unsere Phylogenie direct zu dem wichtigen Satze verwerthen: Der Amphioxus, die niederste Wirbelthier-Form, und die Ascidie, die nächst verwandte wirbellose Thierform, stammen beide von einer und derselben ausgestorbenen Stammform ab, welche im Wesentlichen die Organisation der Chordula besessen haben muss.

Nun ist aber der Amphioxus nicht allein desshalb von ausserordentlicher Bedeutung, weil er die tiefe Kluft zwischen den Wirbellosen und den Wirbelthieren ausfüllt, sondern auch desshalb, weil er uns das typische Wirbelthier in seiner einfachsten Gestalt noch heute vor Augen führt. Wir verdanken ihm die wichtigsten, unmittelbaren Anhaltspunkte, um die allmähliche historische Entwickelung des ganzen Stammes zu verstehen. Wenn uns der Körperbau und die Keimesgeschichte dieses unschätzbaren Urwirbelthieres unbekannt wären, so würde das ganze Verständniss der älteren Entwickelung des Wirbelthierstammes und somit auch unseres eigenen Geschlechts von einem dichten Schleier verhüllt sein. Erst die genaue anatomische und ontogenetische Kenntniss des Amphioxus, die wir im letzten Jahrzehnt gewonnen haben, hat jenen dichten, früher für undurchdringlich gehaltenen Schleier gelüftet. Wenn Sie diesen uralten Acranier mit dem entwickelten Menschen oder irgend einem höheren Wirbelthiere vergleichen, so ergiebt sich eine Menge von

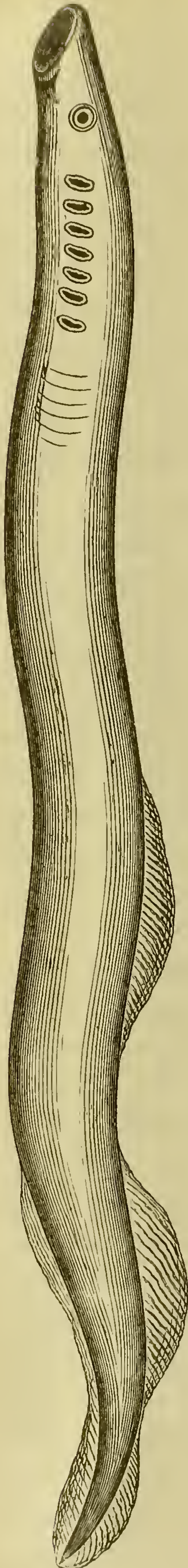
höchst auffallenden Unterschieden. Der Amphioxus hat, wie Sie wissen, noch keinen gesonderten Kopf, noch kein ausgebildetes Gehirn, keinen Schädel, keine Kiefer, keine Gliedmaassen; ebenso fehlt ihm ein centralisirtes Herz, eine entwickelte Leber und Niere, eine gegliederte Wirbelsäule; alle einzelnen Organe erscheinen viel einfacher und ursprünglicher als bei den höheren Wirbelthieren und dem Menschen gebildet. (Vergl. die XVI. Tabelle, S. 413.) Und dennoch, trotz aller dieser mannichfachen Abweichungen von dem Bau der übrigen Wirbelthiere, ist der Amphioxus ein echtes, ein unzweifelhaftes Wirbelthier; und wenn wir statt des entwickelten Menschen den menschlichen Embryo aus einer früheren Periode der Ontogenese mit dem Amphioxus vergleichen, so finden wir zwischen Beiden in allen wesentlichen Stücken eine auffallende Uebereinstimmung. (Vergl. die XV. Tabelle, S. 412). Diese bedeutungsvolle Uebereinstimmung berechtigt uns zu dem Schlusse, dass sämmtliche Schädelthiere von einer gemeinsamen uralten Stammform abstammen, welche im Wesentlichen dem Amphioxus gleichgebildet war. Diese Stammform, das älteste „Urwirbelthier" (*Prospondylus*, Fig. 95—99), besass bereits die Charaktere des Wirbelthieres als solchen, und dennoch fehlten ihm alle jene wichtigen Eigenthümlichkeiten, welche die Schädelthiere vor den Schädellosen auszeichnen. Wenn auch der Amphioxus in mancher Beziehung eigenthümlich organisirt und mehrfach degenerirt erscheint, wenn er auch nicht als ein unveränderter Abkömmling jenes Urwirbelthieres betrachtet werden kann, so wird er doch die bereits angeführten entscheidenden Charakterzüge von ihm geerbt haben. Wir dürfen daher nicht sagen: „Amphioxus ist der Stammvater der Wirbelthiere"; wohl aber dürfen wir sagen: „Amphioxus ist unter allen uns bekannten Thieren der nächste Verwandte dieses Stammvaters"; er gehört mit ihm in dieselbe engere Familien-Gruppe, in jene niederste Wirbelthier-Klasse, welche wir Schädellose (*Arania*) nennen. In unserem menschlichen Stammbaum bildet diese Stammgruppe die zehnte Hauptstufe unserer Vorfahren-Kette, die erste Stufe unter den Wirbelthier-Ahnen (S. 524). Aus dieser Acranier-Gruppe ist einerseits der heutige Amphioxus, anderseits die Stammform der Schädelthiere, der Cranioten, hervorgegangen.

Die umfangreiche Hauptabtheilung der Schädelthiere (*Craniota*) umfasst alle uns bekannten Wirbelthiere, mit einziger Ausnahme des Amphioxus. Alle diese Schädelthiere besitzen einen deutlichen, vom Rumpfe innerlich gesonderten Kopf, und dieser enthält einen Schädel, in welchem ein Gehirn eingeschlossen liegt.

Dieser Kopf ist zugleich der Träger von drei Paar höheren Sinnesorganen (Nase, Auge und Ohr). Das Gehirn erscheint anfänglich nur in sehr einfacher Form, als eine vordere blasenförmige Auftreibung des Markrohres (Taf. XI, Fig. 16 m_1). Bald aber zerfällt die letzere durch mehrere quere Einschnürungen in anfänglich drei, später fünf hinter einander liegende Hirnblasen (Fig. 311). In dieser Ausbildung von Kopf, Schädel und Gehirn, nebst Fortbildung der höheren Sinnesorgane, liegt der wesentlichste Fortschritt, den die Stammformen der Schädelthiere über ihre Vorfahren, die Schädellosen, hinaus thaten. Ausserdem erreichten aber auch andere Organe schon frühzeitig einen höheren Grad der Entwickelung: es erschien ein compactes centralisirtes Herz mit Klappen, eine höher ausgebildete Leber und Niere; auch in manchen anderen Beziehungen machten sich bedeutungsvolle Fortschritte geltend.

Wir können unter den Schädelthieren zunächst wiederum zwei Hauptabtheilungen unterscheiden, die Rundmäuler (*Cyclostoma*) und die Kiefermäuler (*Gnathostoma*). Von den ersteren leben heutzutage nur noch sehr wenige Formen; diese sind aber desshalb von hohem Interesse, weil sie ihrer ganzen Organisation nach zwischen den Schädellosen und den Kiefermäulern stehen. Sie sind viel höher organisirt als die Acranier, viel niedriger als die Fische, und stellen auf diese Weise ein sehr willkommenes phylogenetisches Bindeglied zwischen beiden Abtheilungen dar. Wir dürfen sie daher als eine besondere Zwischengruppe, als elfte Stufe in unserer menschlichen Ahnen-Reihe aufführen.

Die wenigen heute noch lebenden Arten der Cyclostomen-Klasse vertheilen sich auf zwei verschiedene Ordnungen, welche als Inger und Lampreten bezeichnet werden. Die Inger oder Schleimfische (*Myxinoides*) haben einen langgestreckten, cylindrischen, wurmähnlichen Körper. Sie wurden von Linné zu den Würmern, von anderen Zoologen später bald zu den Fischen, bald zu den Amphibien, bald zu den Mollusken gerechnet. Die Myxinoiden leben im Meere gewöhnlich schmarotzend auf Fischen, in deren Haut sie sich mittelst ihres runden Saugmundes und ihrer mit Hornzähnen bewaffneten Zunge einbohren. Bisweilen findet man sie lebend in der Leibeshöhle der Fische (z. B. des Dorsches und Störes); sie sind dann auf ihrer Wanderung durch die Haut des Fisches bis in das Innere durchgedrungen. Die zweite Ordnung, die Lampreten (*Petromyzontes*), umfasst die bekannten Neunaugen oder Pricken, die Sie alle in marinirtem Zustande kennen werden: das kleine Flussneunauge (*Petromyzon fluviatilis*) und das grosse Seeneunauge (*Petromy-*



zon marinus, Fig. 251). Auch die Lampreten besitzen, wie die Inger, ein rundes, zum Saugen taugliches Maul, das innen Hornzähne trägt, und saugen sich damit an Fische, Steine und andere Gegenstände an (daher der Name *Petromyzon* = Steinsauger). Es scheint, dass diese Gewohnheit des Ansaugens bei älteren Wirbelthieren sehr verbreitet war; auch die Larven mancher Ganoiden und der Frösche besitzen Saugscheiben in der Nähe des Mundes.

Man bezeichnet die Thierklasse, welche durch die beiden Gruppen der Myxinoiden und Petromyzonten gebildet wird, mit dem Namen Rundmäuler oder Kreismündige (*Cyclostoma*), weil ihr Mund eine kreisrunde oder halbkreisrunde Oeffnung bildet. Die Kiefer (Oberkiefer und Unterkiefer), welche allen höheren Wirbelthieren zukommen, fehlen den Cyclostomen vollständig, ebenso wie dem Amphioxus. Alle übrigen Wirbelthiere stehen ihnen daher als Kiefermäuler (*Gnathostoma*) gegenüber. Man kann die Cyclostomen auch als Unpaarnasen (*Monorhina*) bezeichnen, weil sie nur ein einziges, unpaares Nasenrohr besitzen, während die Kiefermündigen sämmtlich mit einem Paar Nasenhöhlen versehen sind, einer rechten und einer linken Nasenhöhle (Paarnasige, *Amphirhina*). Aber auch abgesehen von diesen Eigenthümlichkeiten zeichnen sich die Cyclostomen durch andere sonderbare Einrichtungen ihres Körperbaues aus und sind von den Fischen weiter entfernt, als die Fische vom Menschen. Wir müssen sie daher offenbar als die letzten Ueberbleibsel einer sehr alten und sehr tief stehenden Wirbelthier-Klasse betrachten, welche noch lange nicht die Organisationshöhe eines wirklichen echten Fisches erreicht hatte. Um nur das Wichtigste hier kurz anzuführen, so

Fig. 251. **Das grosse Neunauge oder die See-Lamprete** (*Petromyzon marinus*), stark verkleinert. Hinter dem Auge ist die Reihe von sieben Kiemenspalten linkerseits sichtbar.

fehlt den Cyclostomen noch jede Spur von paarigen Gliedmaassen. Ihre schleimige Haut ist ganz nackt und glatt, ohne Schuppen. Ein Knochengerüst fehlt ganz. Das innere Axen-Skelet ist noch eine ganz einfache Chorda ohne Gliederung, wie beim Amphioxus. Nur bei den Petromyzonten zeigt sich insofern ein erster Anfang der Gliederung, als in der von der Chordascheide ausgehenden Markrohr-Hülle obere Bogen auftreten. Am vordersten Ende der Chorda entwickelt sich ein Schädel von einfachster Gestalt. Aus der Chordascheide entsteht hier eine weichhäutige, theilweilse in Knorpel sich verwandelnde, kleine Schädelkapsel, welche das Gehirn einschliesst. Der wichtige Apparat der Kiemenbogen, des Zungenbeines etc., der sich von den Fischen bis zum Menschen vererbt, fehlt den Rundmäulern noch ganz. Sie haben allerdings ein knorpeliges, oberflächlich gelegenes Kiemengerüst, aber von ganz anderer morphologischer Bedeutung.

Das Gehirn erscheint bei den Cyclostomen nur als eine sehr kleine und verhältnissmässig unbedeutende Anschwellung des Rückenmarks, anfangs als einfache Blase (Taf. XI, Fig. 16 m_1). Später zerfällt dieselbe in fünf hinter einander liegende Hirnblasen, gleich dem Gehirn aller Gnathostomen. Diese fünf einfachen primitiven Hirnblasen, welche bei den Embryonen aller höheren Wirbelthiere ganz gleichmässig, von den Fischen bis zum Menschen hinauf, wiederkehren, und sich in sehr complicirte Gebilde verwandeln, bleiben bei den Cyclostomen auf einer sehr indifferenten und niederen Bildungsstufe stehen. Auch die histologische Elementar-Structur des Nervensystems ist unvollkommener als bei den übrigen Wirbelthieren. Während bei diesen das Gehörorgan immer drei Ringcanäle enthält, besitzen die Petromyzonten deren nur zwei und die Myxinoiden gar nur einen. Auch in den meisten übrigen Punkten ist die Organisation der Cyclostomen noch einfacher und unvollkommener, so z. B. in der Bildung des Herzens des Kreislaufes, der Nieren. Der vordere Abschnitt des Darmcanals bildet allerdings auch hier, wie beim Amphioxus, die respiratorischen Kiemen. Allein diese Athmungsorgane entwickeln sich hier in ganz eigenthümlicher Weise: nämlich in Form von 6—8 Paar Beuteln oder Säckchen, welche zu beiden Seiten des Vorderdarmes liegen und durch innere Oeffnungen in den Schlund, durch äussere Oeffnungen auf der äusseren Haut münden. Das ist eine sehr eigenthümliche Ausbildung der Athmungsorgane, welche für diese Thierklasse ganz bezeichnend ist. Man hat sie daher auch Beutelkiemer (*Marsipobranchia*) genannt. Besonders hervorzu-

heben ist noch der Mangel eines sehr wichtigen Organes, welchem wir bei den Fischen begegnen, nämlich der Schwimmblase, aus welcher sich bei den höheren Wirbelthieren die Lunge entwickelt hat.

Wie demnach die Cyclostomen in ihrem gesammten anatomischen Körperbau vielerlei Eigenthümlichkeiten darbieten, so auch in der Keimesgeschichte. Eigenthümlich ist schon ihre ungleichmässige Eifurchung, welche sich am nächsten an diejenige der Amphibien anschliesst (Fig. 40, S. 185). Daraus geht eine Hauben-Gastrula hervor, wie bei den Amphibien (Taf. II, Fig 11). Aus dieser entsteht eine sehr einfach organisirte Larvenform, welche sich ganz nahe an den Amphioxus anschliesst, und welche wir desshalb schon früher betrachtet und mit letzterem verglichen haben (S. 406 und Taf. XI, Fig. 16). Die stufenweise Keimes-Entwickelung dieser Cyclostomen-Larve erläutert uns sehr klar und einleuchtend die allmähliche Stammes-Entwickelung der Schädelthiere aus den Schädellosen. Später geht aus dieser einfachen Petromyzon-Larve eine blinde und zahnlose Larvenform hervor, welche von der erwachsenen Lamprete so sehr verschieden ist, dass sie bis zum Jahre 1856 allgemein als eine besondere Fischgattung unter dem Namen Querder (*Ammocoetes*) beschrieben wurde. Erst durch eine weitere Metamorphose verwandelt sich später dieser blinde und zahnlose Ammocoetes in die mit Augen und Zähnen versehene Lamprete (*Petromyzon*)[147].

Wenn wir alle diese Eigenthümlichkeiten im Körperbau und in der Keimesgeschichte der Cyclostomen zusammenfassen, so dürfen wir folgenden Satz aufstellen: Aus den ältesten Schädelthieren oder Cranioten, welche wir als Urschädelthiere (*Archicrania*) bezeichnen, sind zwei divergente Linien hervorgegangen. Die eine dieser Linien ist uns noch heute in mehrfach verändertem Zustande erhalten: das sind die Cyclostomen oder Monorhinen, eine wenig fortgeschrittene, auf tiefer Stufe stehen gebliebene und theilweise durch Rückbildung entartete Seitenlinie. Die andere Linie, die Hauptlinie des Wirbelthierstammes, setzte sich in gerader Richtung bis zu den Fischen fort und erwarb durch neue Anpassungen eine Menge wichtiger Vervollkommnungen.

Um die phylogenetische Bedeutung solcher interessanten Ueberbleibsel uralter Thiergruppen, wie es die Cyclostomen sind, richtig zu würdigen, ist es nothwendig, ihre mannichfachen Eigenthümlichkeiten mit dem philosophischen Messer der vergleichenden Anatomie kritisch zu prüfen. Man muss namentlich einerseits zwischen jenen heriditären Charakteren wohl unterscheiden,

welche sich durch Vererbung von gemeinsamen, uralten, ausgestorbenen Vorfahren bis auf den heutigen Tag getreu erhalten haben, und anderseits jenen besonderen adaptativen Merkmalen, welche die heute noch lebenden Ueberbleibsel jener uralten Gruppe im Laufe der Zeit erst secundär durch Anpassung erworben haben. Zu diesen letzteren gehören z. B. bei den Cyclostomen die eigenthümliche Bildung der unpaaren Nase und des runden Saugmaules, sowie besondere Structur-Verhältnisse der äusseren Haut und der beutelförmigen Kiemen. Zu jenen ersteren Charakteren hingegen, die in phylogenetischer Beziehung allein Bedeutung besitzen, gehört die primitive Bildung der Chorda und des Gehirns, die eigenthümliche Structur der Muskeln und Nerven, der Mangel der Schwimmblase, der Kiefer und der Extremitäten u. s. w. Das sind typische Eigenschaften der ausgestorbenen Archicranier, jener ältesten Cyclostomen, die wir als die gemeinsamen Stammformen aller Schädelthiere auffassen.

Die Cyclostomen werden im zoologischen Systeme allgemein zu den Fischen gestellt; allein wie falsch dies ist, ergiebt sich einfach aus der Erwägung, dass in allen wichtigen und auszeichnenden Organisations-Eigenthümlichkeiten die Cyclostomen von den Fischen weiter entfernt sind, als die Fische von den Säugethieren und vom Menschen. Mit den Fischen beginnt die grosse Hauptabtheilung der kiefermündigen Wirbelthiere oder der Paarnasen (*Gnathostomen* oder *Amphirhinen*). Wir haben nun zunächst von den Fischen weiterzugehen, als von derjenigen Wirbelthier-Klasse, welche nach den Zeugnissen der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie mit absoluter Sicherheit als die Stammklasse sämmtlicher höheren Wirbelthiere, sämmtlicher Kiefermäuler angesehen werden muss. Selbstverständlich kann kein einziger der lebenden Fische als directe Stammform der höheren Wirbelthiere betrachtet werden. Aber ebenso sicher dürfen wir alle Wirbelthiere, welche wir von den Fischen bis zum Menschen hinauf unter dem Namen der *Gnathostomen* begreifen, von einer gemeinsamen ausgestorbenen fischartigen Stammform ableiten. Wenn wir diese uralte Stammform lebendig vor uns hätten, würden wir sie zweifellos als einen echten Fisch bezeichnen und im System in der Fischklasse unterbringen. Glücklicherweise ist gerade die vergleichende Anatomie und Systematik der Fische jetzt so weit vorgeschritten, dass wir diese fundamentalen und für unsere Stammesgeschichte höchst interessanten Verhältnisse sehr klar übersehen können.

Um den Stammbaum unseres Geschlechts innerhalb des Wirbelthier-Stammes richtig zu verstehen, ist es von grosser Bedeutung, die maassgebenden Charaktere fest im Auge zu behalten, welche die Fische und die sämmtlichen anderen Kiefermäuler von den Rundmäulern und den Schädellosen trennen. Gerade in Bezug auf diese entscheidenden Charakter-Merkmale stimmen die Fische mit allen anderen Gnathostomen bis zum Menschen hinauf überein, und gerade darauf gründen wir unseren Anspruch der Verwandtschaft mit den Fischen (vergl. die XVI. Tabelle, S. 413). Als solche systematisch-anatomische Charaktere von höchster Bedeutung müssen namentlich folgende Eigenschaften der Gnathostomen hervorgehoben werden: 1) der innere Kiemenbogen-Apparat nebst den Kieferbogen; 2) die paarige Nasenbildung; 3) die Schwimmblase oder Lunge; und 4) die beiden Gliedmaassen-Paare.

Bedeutungsvoll ist für die ganze Gruppe der Kiefermäuler vor Allem die eigenthümliche Ausbildung des Kiemenbogen-Gerüstes und des damit zusammenhängenden Kiefer-Apparates. Die Anlage derselben vererbt sich bei allen Gnathostomen mit grösster Zähigkeit, von den ältesten Fischen bis zum Menschen hinauf. Allerdings ist die uralte, schon bei den Ascidien vorhandene Umbildung des Vorderdarms zum Kiemendarme ursprünglich bei allen Wirbelthieren auf dieselbe einfache Grundlage zurückzuführen; ganz charakteristisch sind in dieser Beziehung die Kiemenspalten, welche bei sämmtlichen Wirbelthieren und ebenso bei den Ascidien die Wände des Kiemendarmes durchbohren. Allein das äussere, oberflächlich gelegene Kiemengerüst, welches bei den Cyclostomen den Kiemenkorb stützt, wird bei sämmtlichen Gnathostomen durch ein inneres Kiemengerüst verdrängt, das an des ersteren Stelle tritt. Dasselbe besteht aus einer Anzahl hinter einander gelegener knorpeliger Bogen, welche zwischen den Kiemenspalten innen in der Schlundwand liegen und den Schlund ringförmig von beiden Seiten her umgreifen. Ursprünglich sind diese Kiemenbogen segmental angelegt, aus Hyposomiten hervorgegangen (Branchiomerie). Das vorderste Kiemenbogen-Paar gestaltet sich zum Kieferbogen, aus dem unser Oberkiefer und Unterkiefer entstanden ist.

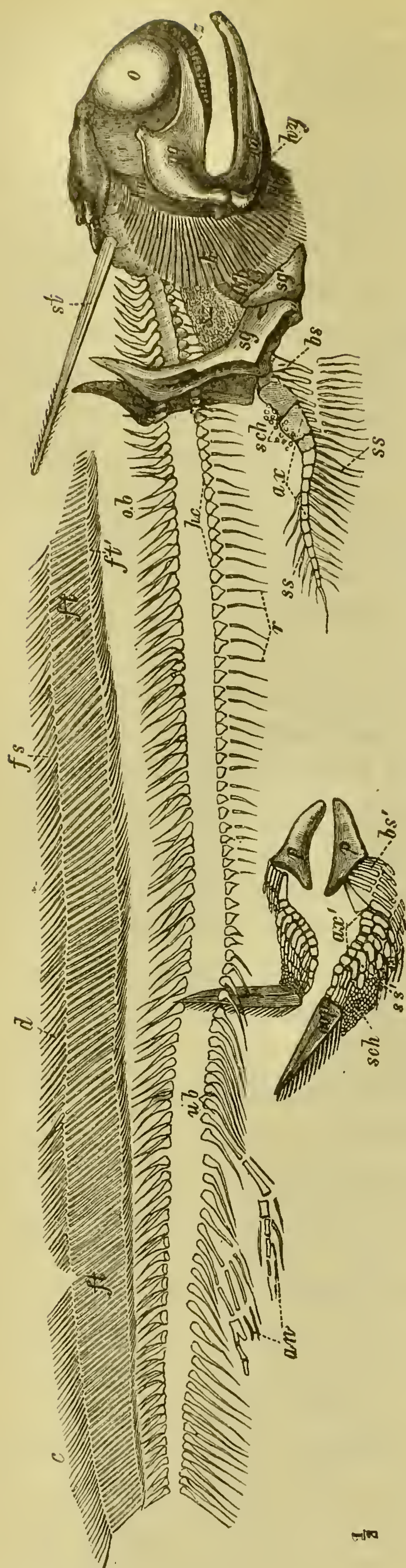
Die Geruchsorgane werden bei allen Kiefermäulern ursprünglich in derselben Form angelegt, als ein paar Hautgruben des Vorderkopfes, oberhalb der Mundöffnung; man kann diese Gruppe daher auch Paarnasen (*Amphirhina*) nennen. Im Gegensatze dazu sind die Rundmäuler „Unpaarnasen“ (*Monorhina*); ihre Nase bildet ein einfaches, in der Mittellinie der Stirnfläche gelegenes

Rohr. Da jedoch die Geruchsnerven hier wie dort paarig sind, dürfen wir schliessen, dass die eigenthümliche Nasenbildung der heutigen Cyclostomen erst secundär erworben ist (in Anpassung an die saugende Lebensweise).

Ein dritter wesentlicher Charakter sämmtlicher Kiefermäuler, durch welchen sie sich von den bisher betrachteten niederen Wirbelthieren sehr bedeutend unterscheiden, ist die Ausbildung eines Blindsackes, welcher sich aus dem vorderen Theile des Darmcanales hervorstülpt und zunächst bei den Fischen zu der mit Luft gefüllten Schwimmblase gestaltet (Taf. V, Fig. 13 *lu*). Indem dieses Organ durch den mehr oder weniger comprimirten Zustand der Luft, welche es enthält, oder durch die wechselnde Quantität dieses Luftgehaltes, dem Fische ein mehr oder weniger hohes specifisches Gewicht verleiht, dient es als hydrostatischer Apparat. Der Fisch kann mittelst desselben im Wasser auf- und niedersteigen. Diese Schwimmblase ist das Organ, aus dem sich die Lunge der höheren Wirbelthiere entwickelt hat.

Endlich treffen wir als vierten Hauptcharakter der Gnathostomen in der ursprünglichen Anlage des Embryo zwei Paar Extremitäten oder Gliedmaassen: ein Paar Vorderbeine, welche bei den Fischen Brustflossen genannt werden (Fig. 254 *v*), und ein Paar Hinterbeine, welche bei den Fischen Bauchflossen heissen (Fig. 254 *h*). Gerade die vergleichende Anatomie dieser Flossen ist von dem allerhöchsten Interesse, weil dieselben bereits die Anlage für alle diejenigen Skelettheile enthalten, welche bei den höheren Wirbelthieren bis zum Menschen hinauf das Gerüste der Extremitäten, der Vorder- und der Hinterbeine bilden. Hingegen ist bei den Schädellosen und Rundmäulern von diesen beiden Gliedmaassen-Paaren noch keine Spur vorhanden.

Wenden wir uns nun zur näheren Betrachtung der Fischklasse selbst, so können wir dieselbe zunächst in drei Hauptgruppen oder Unterklassen zerfällen, deren Genealogie uns vollkommen klar vor Augen liegt. Die erste und älteste Gruppe ist die Unterklasse der Selachier oder Urfische, von denen die bekanntesten Fische der Gegenwart die formenreichen Ordnungen der Haifische und der Rochen sind (Fig. 252—256). An diese schliesst sich zweitens die weiter entwickelte Unterklasse der Schmelzfische oder Ganoiden an (Fig. 257—259). Sie ist seit langer Zeit zum grössten Theile ausgestorben, und wir kennen nur noch sehr wenig lebende Repräsentanten, z. B. Stör und Knochenhecht; hingegen können wir den früheren Formenreichthum dieser



interessanten Gruppe aus den massenhaft erhaltenen Versteinerungen beurtheilen. Aus diesen Schmelzfischen hat sich drittens die Unterklasse der Knochenfische oder Teleostier entwickelt, wohin die grosse Mehrzahl aller lebenden Fische gehört (namentlich fast alle unsere Flussfische). Die vergleichende Anatomie und Ontogenie zeigt uns nun ganz deutlich, dass die Ganoiden ebenso aus den Selachiern entstanden sind, wie die Teleostier aus den Ganoiden. Auf der anderen Seite hat sich aber aus den älteren Ganoiden heraus eine andere Seitenlinie oder vielmehr die weiter aufsteigende Hauptlinie des Wirbelthierstammes entwickelt, welche uns durch die Gruppe der Dipneusten zur bedeutungsvollen Abtheilung der Amphibien hinüberführt.

Dieses wichtige Verwandtschafts-Verhältniss der drei Fischgruppen kann seit den betreffenden Untersuchungen von Carl Gegenbaur

Fig. 252. **Fossiler permischer Urfisch** (*Pleuracanthus Dechenii*). Aus dem Rothliegenden von Saarbrücken. (Nach Döderlein.) I. Schädel und Kiemen-Skelet: *o* Augengegend, *pq* Palatoquadratum, *md* Unterkiefer, *hm* Hyomandibulare, *hy* Zungenbein, *k* Kiemenstrahlen, *kb* Kiemenbogen, *z* Kieferzähne, *sz* Schlundzähne, *st* Nackenstachel. II. Wirbelsäule: *ob* Obere Bogen, *ub* Untere Bogen, *hc* Intercentra, *r* Rippen. III. Unpaare Flossen: *d* Rückenflosse, *c* Schwanzflosse (Schwanzende fehlt), *an* Afterflosse, *ft* Träger der Flossenstrahlen. IV. Brustflosse: *sg* Schultergürtel, *ax* Flossen-Axe, *ss* Zweizeilige Flossen-Strahlen, *bs* Nebenstrahlen, *sch* Schuppen. V. Bauchflosse: *p* Becken, *ax* Flossen-Axe, *ss* Einzeilige Flossen-Strahlen, *bs* Nebenstrahlen, *sch* Schuppen, *cop* Penis (männliches Begattungs-Organ).

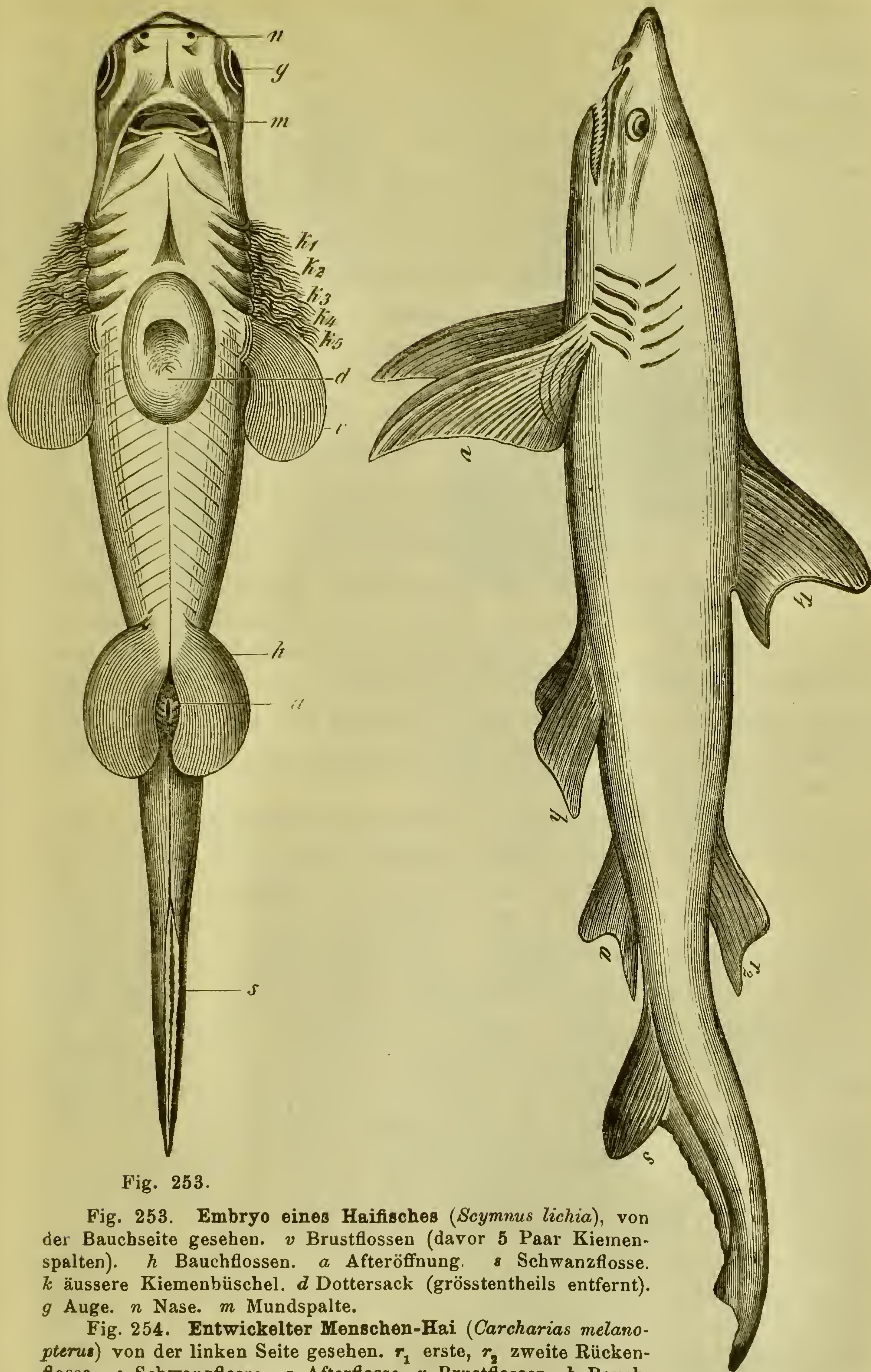


Fig. 253.

Fig. 254.

Fig. 253. **Embryo eines Haifisches** (*Scymnus lichia*), von der Bauchseite gesehen. *v* Brustflossen (davor 5 Paar Kiemenspalten). *h* Bauchflossen. *a* Afteröffnung. *s* Schwanzflosse. *k* äussere Kiemenbüschel. *d* Dottersack (grösstentheils entfernt). *g* Auge. *n* Nase. *m* Mundspalte.

Fig. 254. **Entwickelter Menschen-Hai** (*Carcharias melanopterus*) von der linken Seite gesehen. r_1 erste, r_2 zweite Rückenflosse. *s* Schwanzflosse. *a* Afterflosse. *v* Brustflossen. *h* Bauchflossen.

nicht mehr zweifelhaft sein. Die lichtvolle Erörterung über „die systematische Stellung der Selachier", welche derselbe in die Einleitung zu seinen classischen Untersuchungen über „das Kopfskelet der Selachier" eingeflochten hat, muss als definitive Feststellung jener bedeutungsvollen Verwandtschaft betrachtet werden [148]). Nur bei den Urfischen oder Selachiern sind die Schuppen (Hautanhänge) und die Zähne (Kieferanhänge) noch von ganz gleicher Bildung und Structur, während sie sich bei den anderen beiden Fischgruppen (Schmelzfischen und Knochenfischen) bereits gesondert und verschiedenartig ausgebildet haben. Ebenso ist das knorpelige Skelet (sowohl Wirbelsäule und Schädel, als auch Gliedmaassen) bei den Urfischen in jener einfachsten und ursprünglichsten Beschaffenheit zu finden, aus welcher die vollkommnere Structur des knöchernen Skelets bei den Schmelzfischen und Knochenfischen erst abgeleitet werden kann. Auch der Kiemen-Apparat der letzteren ist stärker differenzirt, als derjenige der ersteren, ebenso das Gehirn. In einigen wichtigen Beziehungen, namentlich in der Bildung des Herzens und des Darmcanals, stimmen die Schmelzfische noch mit den Urfischen überein und unterscheiden sich von den Knochenfischen. Die vergleichende Berücksichtigung aller anatomischen Verhältnisse ergiebt unzweifelhaft, dass die Schmelzfische eine verbindende Zwischengruppe zwischen den Urfischen und den Knochenfischen einerseits, zwischen ersteren und den Lurchfischen anderseits herstellen.

Die ältesten versteinerten Ueberreste von Wirbelthieren, welche wir kennen, sind im Ober-Silur gefunden worden (S. 461) und gehören zwei verschiedenen Fisch-Gruppen an, Selachiern und Ganoiden. Die primitivsten von allen bekannten Vertretern der ältesten „Urfische" sind wahrscheinlich die merkwürdigen Pleuracanthiden, die Gattungen *Pleuracanthus, Xenacanthus, Orthacanthus* u. a. (Fig. 252). Diese uralten Knorpelfische stimmen in den meisten Merkmalen des Körperbaues mit den echten Haifischen überein (Fig. 253, 254); in anderen Beziehungen aber erscheinen sie noch einfacher gebaut, so dass manche Paläontologen (Doederlein) sie ganz von den übrigen trennen und als wirkliche Proselachier betrachten; wahrscheinlich sind sie den ausgestorbenen Stammformen aller Gnathostomen nächst verwandt. Trefflich erhaltene Reste derselben finden sich namentlich im permischen System. Vorzüglich conservirte Abdrücke von anderen Haifischen kommen besonders in dem lithographischen Jura-Schiefer vor, so z. B. vom Engelhai (*Squatina*, Fig. 255). Unter den ausgestorbenen jüngeren

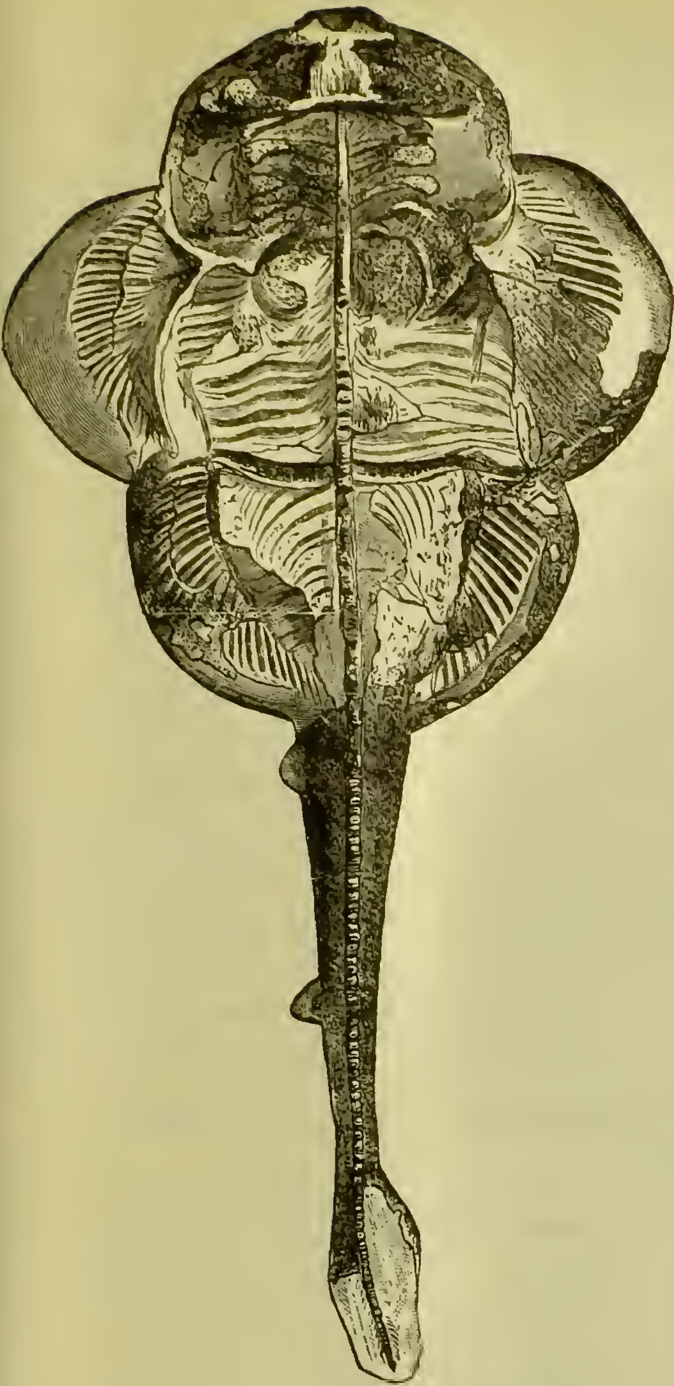


Fig. 255.

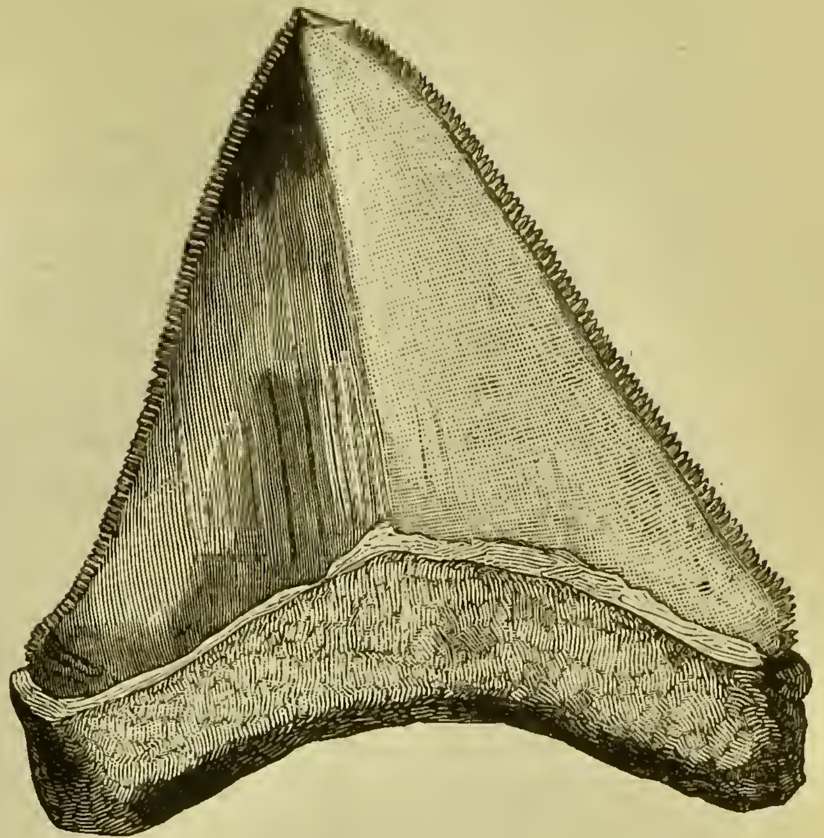


Fig. 256.

Fig. 255. **Fossiler Engelhai** (*Squatina alifera*) aus dem oberen Jura von Eichstätt. Nach ZITTEL. Vorn im breiten Kopfe ist der knorpelige Urschädel deutlich sichtbar, dahinter die Kiemenbogen. Die breite Brustflosse und die schmälere Bauchflosse zeigen zahlreiche Flossenstrahlen; zwischen diesen und der Wirbelsäule liegen zahlreiche Rippen.

Fig. 256. **Zahn eines Riesenhaies** (*Carcharodon megalodon*) aus dem Pliocen von Malta. Nach ZITTEL.

Haifischen der Tertiär-Zeit gab es Riesen, welche die grössten lebenden Fische um mehr als das Doppelte an Grösse übertrafen; *Carcharodon* erreichte über 100 Fuss Länge. Die einzige lebende Species dieser Gattung (*C. Rondeleti*) wird 10 m lang und hat Zähne von 5—6 cm Höhe; unter den fossilen Arten derselben aber finden sich Zähne von 15 cm Höhe (Fig. 256).

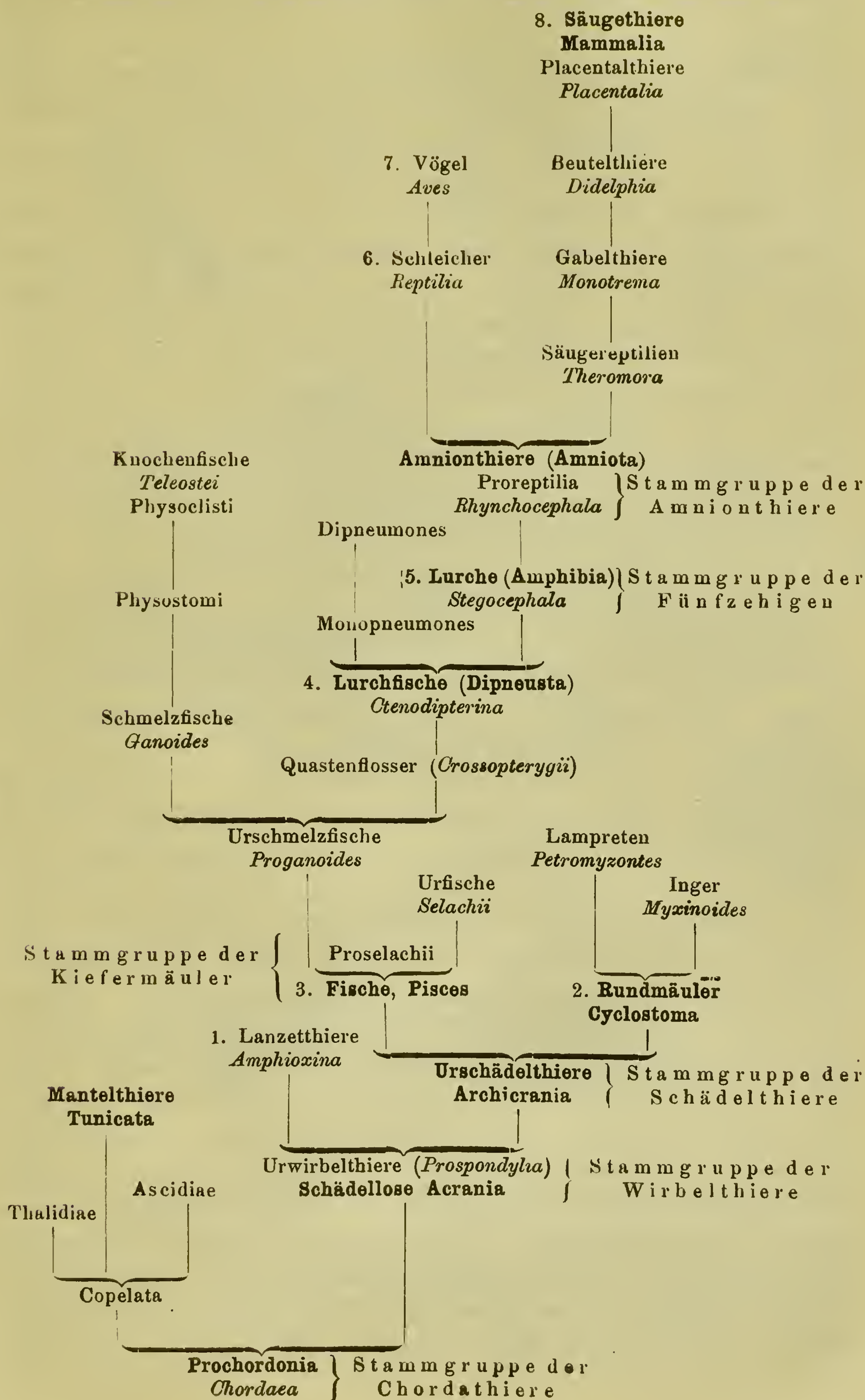
Aus den Urfischen oder Selachiern, den ältesten Gnathostomen, ging zunächst als zweite Hauptgruppe derselben die Legion der Schmelzfische (*Ganoides*) hervor. Von dieser interessanten und formenreichen Abtheilung leben heute nur noch sehr wenige Gattungen, die uralten Störfische (*Accipenser*, Stör, Hausen, Sterlett u. s. w.), deren Eier wir als Caviar verzehren; ferner die Flösselhechte (*Polypterus*, Fig. 259) in afrikanischen Flüssen und die Knochenhechte (*Lepidosteus*) in den Flüssen Nord-Amerikas.

Fünfundzwanzigste Tabelle.

Uebersicht über das phylogenetische System der Wirbelthiere.

Vier Cladome der Wirbelthiere.	Acht Klassen der Wirbelthiere.	Unterklassen der Wirbelthiere.	Systematischer Name der Unterklassen.
I. Schädellose (**Acrania**)	I. A. **Provertebrata**	1. Urwirbelthiere +	1. *Prospondylia* +
	I. B. **Leptocardia**	2. Lanzetthiere	2. *Amphioxina*
II. Rundmäuler **Cyclostoma**	II. A. **Procraniota**	3. Urschädelthiere +	3. *Archicrania* +
	II. B. **Marsipobranchia**	4. Unpaarnasen	4. *Monorhina*
III. Fischlinge (**Ichthyoda**) oder Amnionlose (**Anamnia**)	III. Fische **Pisces**	5. Urfische	5. *Selachii*
		6. Schmelzfische	6. *Ganoides*
		7. Knochenfische	7. *Teleostei*
	IV. Lurchfische **Dipneusta**	8. Einlunger	8. *Monopneumones*
		9. Zweilunger	9. *Dipneumones*
	V. Lurche **Amphibia**	10. Panzerlurche (Phractamphibia)	10 a. *Stegocephala*
			10 b. *Peromela*
		11. Nacktlurche (Lissamphibia)	11 a *Urodela*
			11 b. *Batrachia*
IV. Amnionthiere **Amniota.**	VI. Schleicher **Reptilia**	12. Urschleicher und Eidechsen	12 a. *Proreptilia*
			12 b. *Lepidosauria*
		13. Crocodile und Seedrachen	13 a. *Crocodilia*
			13 b. *Halisauria*
		14. Schildkröten	14. *Chelonia*
		15. Flugschleicher und Drachen	15 a. *Pterosauria*
			15 b. *Dinosauria*
		16. Säugeschleicher	16. *Theromora*
	VII. Vögel **Aves**	17. Urvögel und Zahnvögel	17 a. *Saururae*
			17 b. *Odontornithes*
		18. Straussvögel und Kielvögel	18 a. *Ratitae*
			18 b. *Carinatae*
	VIII. Säugethiere **Mammalia**	19. Gabelthiere (*Ornithodelphia*)	19. *Monotrema* (Prototheria)
		20. Beutelthiere (*Didelphia*)	20. *Marsupialia* (Metatheria)
		21. Placentalthiere (*Monodelphia*)	21. *Placentalia* (Epitheria).

Sechsundzwanzigste Tabelle.
Stammbaum der Wirbelthiere.



Dagegen sind uns sehr zahlreiche und mannichfaltig gebildete Formen dieser Legion in versteinertem Zustande bekannt, schon von der obersilurischen Formation an. Ein Theil dieser wichtigen fossilen Ganoiden schliesst sich unmittelbar an die Selachier an; ein anderer Theil nähert sich bereits den Dipneusten; eine dritte Gruppe bildet den unmittelbaren Uebergang zu den Knochenfischen (*Teleostei*). Für unseren Stammbaum sind vor allen diejenigen Schmelzfische interessant, welche die Uebergangs-Brücke von den Selachiern zu den Dipneusten herstellen. Huxley, dem wir besonders wichtige Arbeiten über die fossilen Schmelzfische verdanken, hat dieselben in der Ordnung der Quastenflosser (*Crossopterygii*) zusammengefasst. Zahlreiche Gattungen und Arten dieser Ordnung finden sich im devonischen und carbonischen System (Fig. 257); ein einzelner, sehr veränderter Ueberrest lebt heute noch in den grossen Flüssen von Afrika (*Polypterus*, Fig. 259, und der nahe verwandte *Calamichthys*). In manchen Abdrücken von Quastenfischen erscheint die Schwimmblase verknöchert und daher vortrefflich erhalten, so z. B. in *Undina* (Fig. 258, gleich hinter dem Kopfe).

Ein Theil dieser Crossopterygier schliesst sich in den wichtigsten anatomischen Verhältnissen bereits eng an die Lurchfische (*Dipneusta*) an und bildet somit auch in phylogenetischer Beziehung den Uebergang von den devonischen Ganoiden zu den ältesten luftathmenden Wirbelthieren. Dieser bedeutungsvolle Fortschritt fällt in die devonische Periode. Die zahlreichen Versteinerungen, welche wir aus den beiden ältesten Abschnitten der Erdgeschichte, aus der laurentischen und cambrischen Periode kennen, gehören ausschliesslich im Wasser lebenden Pflanzen und Thieren an. Aus dieser paläontologischen Thatsache, im Verein mit wichtigen geologischen und biologischen Erwägungen, dürfen wir mit ziemlicher Sicherheit den Schluss ziehen, dass landbewohnende Thiere überhaupt damals noch nicht existirten. Während des ganzen ungeheuren archozoischen Zeitraumes, viele Millionen Jahre hindurch, bestand die lebende Bevölkerung unseres Erdballs fast bloss aus Wasserbewohnern; eine höchst merkwürdige Thatsache, wenn Sie sich erinnern, dass dieser Zeitraum die grössere Hälfte der ganzen organischen Erdgeschichte umfasst. Die niederen Thierstämme sind ohnehin ausschliesslich (oder mit sehr geringen Ausnahmen) Wasserbewohner. Aber auch die höheren Thierstämme blieben während des primordialen Zeitraumes dem Aufenthalte im Wasser angepasst. Erst gegen Ende desselben ging ein Theil derselben zum Landleben über. Zuerst erscheinen Versteinerungen

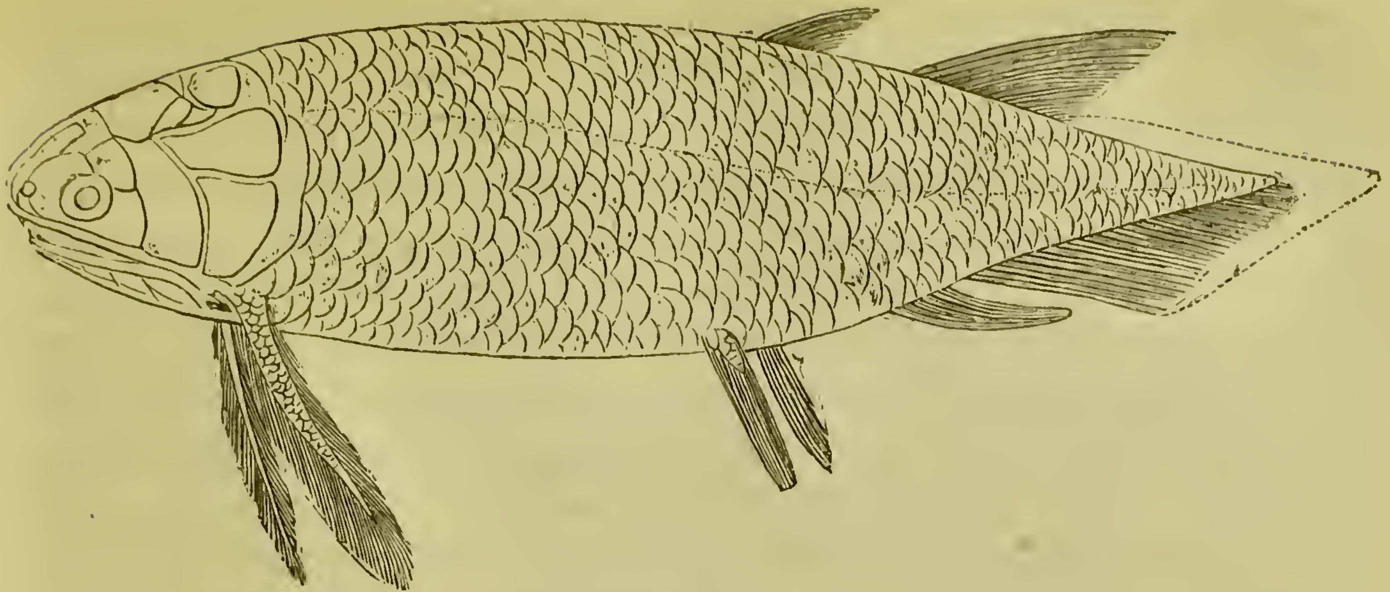


Fig. 257.

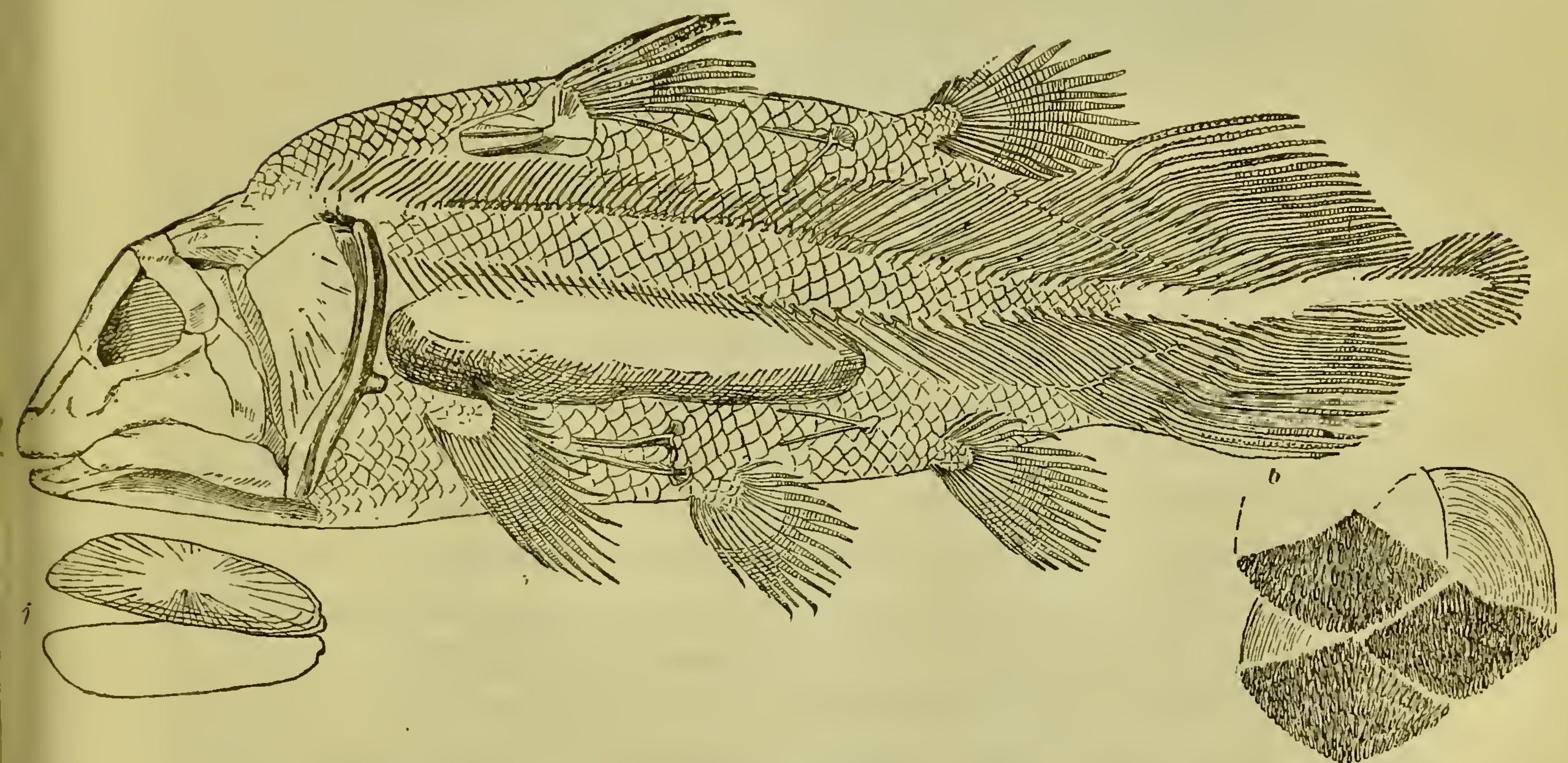


Fig. 258.

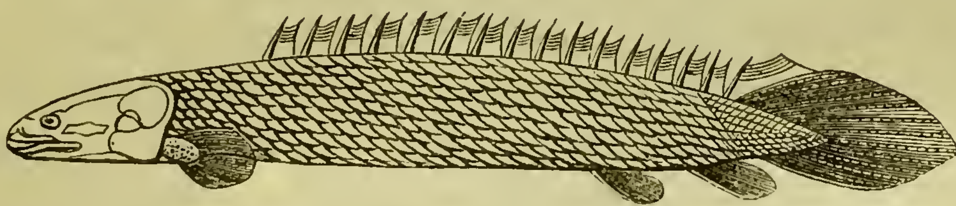


Fig. 259.

Fig. 257. **Ein devonischer Quastenfisch** (*Holoptychius nobilissimus*) aus dem alten rothen Sandstein von Schottland. Nach HUXLEY.

Fig. 258. **Ein jurassischer Quastenfisch** (*Undina penicillata*), aus dem oberen Jura von Eichstätt. Nach ZITTEL. *j* Jugular-Platten. *b* Drei gerippte Schuppen.

Fig. 259. **Ein lebender Quastenfisch** aus dem oberen Nil (*Polypterus bichir*).

von landbewohnenden Thieren ganz vereinzelt in den obersilurischen, zahlreicher in den devonischen Schichten, welche im Beginne des zweiten grossen Hauptabschnittes der Erdgeschichte (des paläozoischen Zeitalters) abgelagert wurden. Ihre Zahl nimmt beträchtlich zu in den Ablagerungen der Steinkohlenzeit und der permischen Periode. Sowohl aus dem Stamme der Gliederthiere, wie aus dem Stamme der Wirbelthiere finden wir da bereits zahlreiche Arten vor, die das Festland bewohnten und Luft athmeten; während ihre wasserbewohnenden Vorfahren der silurischen Periode nur Wasser athmeten. Diese physiologisch bedeutende Verwandelung der Athmungsweise ist die einflussreichste Aenderung, welche den thierischen Organismus beim Uebergang aus dem Wasser auf das Festland betraf. Zunächst wurde dadurch die Ausbildung eines Luftathmungs-Organes, der Lunge, hervorgerufen, während bis dahin ausschliesslich die wasserathmenden Kiemen als Respirations-Organe fungirten. Gleichzeitig wurde aber dadurch eine beträchtliche Veränderung im Blutkreislaufe und seinen Organen hervorgebracht; denn diese stehen immer in der innigsten Wechselbeziehung oder Correlation zu den Athmungs-Organen. Weiterhin wurden auch andere Organe, entweder in Folge entfernterer Wechselbeziehungen zu jenen, oder durch neue Anpassungen, ebenfalls mehr oder minder umgebildet.

Im Wirbelthierstamme war es nun unzweifelhaft ein Zweig der Fische, und zwar der Ganoiden, welcher während der devonischen Periode die ersten glücklichen Versuche machte, sich an das Leben auf dem Lande zu gewöhnen und atmosphärische Luft zu athmen. Hierbei kam ihm vor Allem seine Schwimmblase zu statten, die mit Erfolg an die Luftathmung sich anpasste und so zur Lunge wurde. In Folge dessen wurde zunächst das Herz und die Nase umgebildet. Während die echten Fische nur ein Paar blinde Nasengruben an der Oberfläche des Kopfes besitzen, trat jetzt eine offene Verbindung derselben mit der Mundhöhle ein. Jederseits entstand ein Canal, der aus der Nasengrube direct in die Mundhöhle führte und so auch bei geschlossener Mundöffnung die nöthige atmosphärische Luft den Lungen zuführen konnte. Während ferner bei allen echten Fischen das Herz nur aus zwei Abtheilungen besteht, einer Vorkammer, welche das venöse Blut aus den Körpervenen aufnimmt, und einer Kammer, welche dasselbe durch einen Arterien-Kegel in die Kiemen treibt, zerfiel nunmehr die Vorkammer durch eine unvollständige Scheidewand in zwei Hälften, eine rechte und eine linke. Die rechte Vorkammer allein nahm jetzt noch das Körpervenenblut auf, während die linke Vorkammer das aus den

Lungen und den Kiemen zum Herzen strömende Lungenvenenblut empfing. So entstand aus dem einfachen Blutkreislauf der echten Fische der sogenannte doppelte Kreislauf der höheren Wirbelthiere, und diese Vervollkommnung hatte nach den Gesetzen der Wechselbeziehung wieder Fortschritte in der Bildung anderer Organe zur Folge.

Die Wirbelthier-Klasse, welche auf diese Weise zum ersten Male der Luft-Athmung sich anpasste und aus einem Zweige der Ganoiden hervorging, nennen wir Lurchfische (*Dipneusta*) oder Doppelathmer (*Dipnoa*), weil sie neben der neu erworbenen

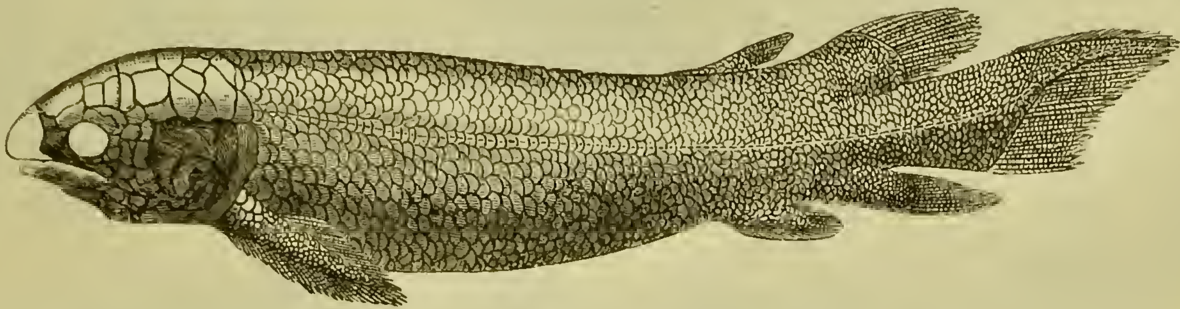


Fig. 260. **Fossiler Lurchfisch** (*Dipterus Valenciennesi*) aus dem alten rothen Sandstein (Devon). Nach PANDER.

Lungenathmung auch die ältere Kiemenathmung noch beibehielt, gleich den niedersten Amphibien. Diese Klasse war während des paläozoischen Zeitalters (während der devonischen, Steinkohlen- und permischen Periode) durch zahlreiche und mannichfache Gattungen vertreten. Die Familie der Ctenodipterinen (*Dipterina*, Fig. 260, und *Ctenodina*) findet sich nur fossil in paläozoischen Schichten. Auf diese folgen dann in der Trias- und Jura-Formation die Ceratodinen (Fig. 261). Gegenwärtig leben von der ganzen Klasse nur noch drei Gattungen: *Protopterus annectens* in Flüssen des tropischen Afrika (im weissen Nil, im Niger, Quellimane u. s. w.); *Lepidosiren paradoxa* im tropischen Süd-Amerika (in Nebenflüssen des Amazonenstromes), und *Ceratodus Forsteri* in Sümpfen des östlichen Australiens [149]). Schon diese weite Zerstreuung der drei isolirten Epigonen beweist, dass sie die letzten Reste einer früher sehr mannichfaltig entwickelten Gruppe sind. Ihrem ganzen Körperbau nach musste diese Gruppe den Uebergang von den Fischen zu den Amphibien vermitteln. Die unmittelbare Uebergangsbildung zwischen beiden Klassen ist in der ganzen Organisation dieser merkwürdigen Thiere so sehr ausgesprochen, dass unter den Zoologen ein lebhafter Streit über die Frage geführt wurde, ob die Dipneusten eigentlich Fische oder Amphibien seien. Einige namhafte Systematiker stellten sie zu den Amphibien, während die

meisten sie jetzt zu den Fischen rechnen. In der That sind die Charaktere beider Klassen in den Dipneusten dergestalt vereinigt, dass die Entscheidung darüber lediglich von der Definition abhängt, welche man von den Begriffen „Fisch“ und „Amphibium“ giebt. In ihrer Lebensweise sind die Dipneusten wahre Amphibien. Während des tropischen Winters, in der Regenzeit, schwimmen sie gleich den Fischen im Wasser und athmen Wasser durch Kiemen. Während der trockenen Jahreszeit vergraben sie sich in den eintrocknenden Schlamm und athmen während dieser Zeit Luft durch Lungen wie die Amphibien und die höheren Wirbelthiere. In dieser Doppelathmung stimmen sie nun allerdings mit den niederen Amphibien überein und besitzen daher auch deren charakteristische Herzbildung; dadurch erheben sie sich hoch über die Fische. Allein in den meisten übrigen Eigenschaften gleichen sie mehr den letzteren und stehen unter den ersteren. Ihr Aeusseres ist durchaus fischähnlich.

Der Kopf der Dipneusten ist nicht vom Rumpfe abgesetzt. Die Haut ist mit grossen Fischschuppen bedeckt. Das Skelet ist weich, knorpelig und auf einer sehr tiefen Stufe der Entwickelung stehen geblieben, ähnlich wie bei den niederen Selachiern und den ältesten Ganoiden. Die Chorda ist vollständig erhalten. Die beiden Beinpaare sind ganz einfache Flossen von uralter Bildung, ähnlich derjenigen der niedersten Urfische. Auch die Bildung des Gehirns, des Darmrohrs und der Geschlechtsorgane ist ähnlich wie bei den Urfischen. So haben denn die Dipneusten oder Lurchfische viele Züge niederer Organisation von unseren uralten Fisch-Ahnen durch Vererbung treu bewahrt, während sie in der Apassung an die Luftathmung durch Lungen und der damit verknüpften Umbildung des Herzens einen gewaltigen Fortschritt in der Wirbelthier-Organisation herbeigeführt haben.

Uebrigens weichen die drei heute noch lebenden Lurchfische unter sich ziemlich bedeutend in wichtigen Organisations-Verhältnissen von einander ab. Insbesondere stellt sich der australische Lurchfisch (*Ceratodus*), welcher erst im Jahre 1870 von Gerard Krefft in Sidney beschrieben wurde, und welcher eine Länge von sechs Fuss erreicht, als eine uralte, sehr conservative Thierform dar. (Fig. 261). Namentlich gilt das von der Bildung der einfachen Lunge und der paarigen Flossen, die ein gefiedertes oder zweizeiliges Skelet enthalten. Hingegen ist beim afrikanischen Lurchfisch (*Protopterus*) und beim amerikanischen (*Lepidosiren*) die Lunge doppelt vorhanden, wie bei allen höheren Wirbelthieren; auch ist hier das

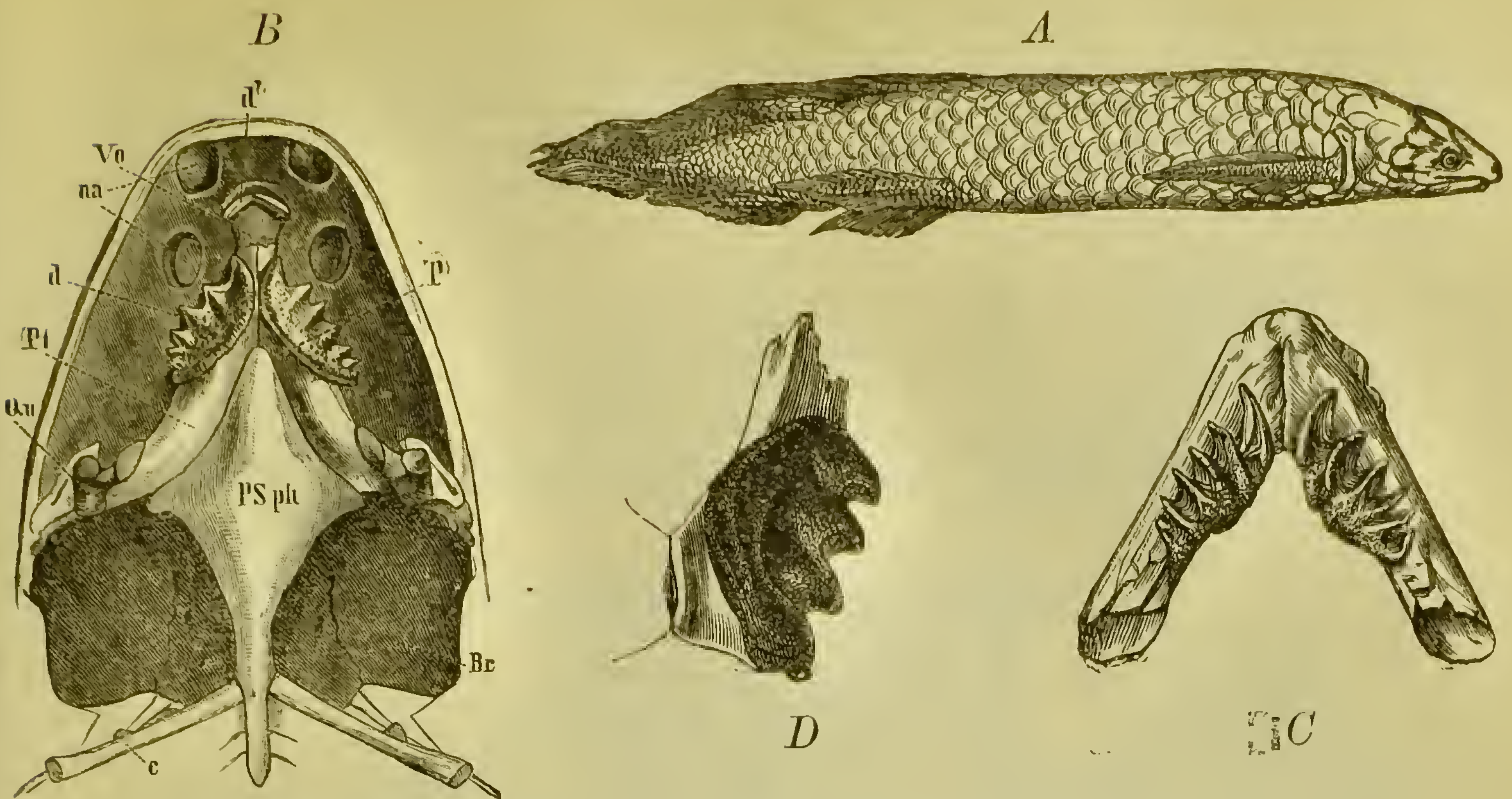


Fig. 261. **Der australische Lurchfisch** (*Ceratodus Forsteri*). *A* Ansicht von der rechten Seite. *B* Unterseite des Schädels. *C* Unterkiefer. (Nach GÜNTHER.) *Qu* Quadratbein. *Psph* Parasphenoid. *PtP* Pterygopalatinum. *Vo* Vomer. *d* Zähne. *na* Nasenlöcher. *Br* Kiemenhöhle. *C* Erste Rippe. *D* Unterkieferzahn des fossilen *Ceratodus Kaupi* (aus der Trias).

Flossenskelet nicht zweizeilig. Neben den inneren Kiemen besitzt Protopterus ausserdem noch äussere Kiemen, welche dem Lepidosiren fehlen. Diejenigen paläozoischen Dipneusten, welche zu unseren directen Vorfahren gehörten und die verbindende Brücke von den Schmelzfischen zu den Amphibien bildeten, werden zwar vielfach von den drei Epigonen der Gegenwart verschieden gewesen sein, in jenen wesentlichsten Eigenthümlichkeiten aber doch mit ihnen übereingestimmt haben. Leider ist uns die Keimesgeschichte der drei lebenden Lurchfische noch vollständig unbekannt; voraussichtlich wird uns dieselbe zukünftig noch wichtige Aufschlüsse über die Stammesgeschichte der niederen Wirbelthiere und somit auch unserer älteren Vorfahren liefern.

Siebenundzwanzigste Tabelle.

Uebersicht über die Herzbildung und Fussbildung der Wirbelthiere.

Herzbildung der Wirbelthiere.	Acht Klassen.	Unterklassen der Wirbelthiere.	Fussbildung der Wirbelthiere.
I. Hauptgruppe: **Rohrherzen,** **Leptocardia.** Kaltblütige Wirbelthiere mit einfachem oder einkammerigem Herzrohr. Herz gefüllt mit carbonischem Blut.	1. Schädellose **Acrania**	1. Urwirbelthiere *Provertebrata* 2. Amphioxinen *Cephalochorda*	I. Hauptgruppe: **Vertebrata adactylia** (*impinnata*). Wirbelthiere ohne paarige Gliedmaassen.
II. Hauptgruppe: **Fischherzen,** **Ichthyocardia.** Kaltblütige Wirbelthiere mit zweikammerigem Herzen (einer Vorkammer und einer Hauptkammer). Herzblut carbonisch.	2. Rundmäuler **Cyclostoma**	1. Urschädelthiere *Procraniota* 2. Beutelkiemer *Marsipobranchia*	
	3. Fische **Pisces**	1. Urfische *Selachii* 2. Schmelzfische *Ganoides* 3. Knochenfische *Teleostei*	II. Hauptgruppe: **Vertebrata polydactylia** (*pinnifera*). Ursprünglich zwei Paar Flossen, jede mit vielen Fingern oder Flossenstrahlen.
III. Hauptgruppe: **Lurchherzen,** **Amphicardia.** Kaltblütige Wirbelthiere mit dreikammerigem Herzen (zwei Vorkammern und einer Hauptkammer). Herzblut gemischt. (Vergl. S. 559.)	4. Lurchfische **Dipneusta**	1. Einlunger *Monopneumones* 2. Zweilunger *Dipneumones*	
	5. Lurche **Amphibia**	1. Panzerlurche *Phractamphibia* 2. Nacktlurche *Lissamphibia*	III. Hauptgruppe: **Vertebrata pentadactylia** (*pentanomia*). Ursprünglich zwei Paar Beine, jedes mit Drei-Gliederung (Oberschenkel, Unterschenkel, Fuss) und mit fünf Fingern oder Zehen an jedem Fuss.
	6. Schleicher **Reptilia**	1. Land-Reptilien *Geosauria* 2. See-Reptilien *Hydrosauria* 3. Schildkröten *Chelonia* 4. Flug-Reptilien *Pterosauria*	
IV. Hauptgruppe: **Warmherzen,** **Thermocardia.** Warmblütige Wirbelthiere mit vierkammerigem und zweitheiligem Herzen (zwei Vorkammern und zwei Hauptkammern). — Linkes Herz mit oxydischem, rechtes mit carbonischem Blut	7. Vögel **Aves**	1. Eidechsenschwänzige Vögel *Saururae* 2. Vogelschwänzige *Ornithurae*	
	8. Säuger **Mammalia.**	1. Gabelthiere *Monotrema* 2. Beutelthiere *Marsupialia* 3. Placentalthiere *Placentalia.*	

Zweiundzwanzigster Vortrag.

Unsere fünfzehigen Ahnen.

„Wenn die alten Stamm-Amphibien der Steinkohlenzeit von ihren nächsten Vorfahren, den vielfingerigen Dipneusten, noch einen Finger mehr an jeder Extremität geerbt, und statt fünf Fingern sechs durch Vererbung auf ihre Nachkommen bis zum Menschen übertragen hätten, so würden sie damit der Menschheit einen unschätzbaren Dienst geleistet haben. Wir würden dann heute statt unseres Decimal-Systems das ungleich praktischere Duodecimal-System besitzen, dessen Grundzahl, zwölf, durch zwei, drei, vier, sechs theilbar ist."

Natürliche Schöpfungsgeschichte.

Stammeseinheit der vier höheren Wirbelthier-Klassen. Ahnen-Reihe der Pentanomen: Amphibien, Proreptilien, Theromoren, Promammalien. Drei Unterklassen der Säugethier-Klasse: Prototherien, Metatherien, Epitherien.

Inhalt des zweiundzwanzigsten Vortrages.

Fossile Amphibien der Steinkohlen-Periode: Panzerlurche (Stegocephala). Uebergang vom Wasserleben zum Landleben. Umbildung der vielzehigen Fischflosse in den fünfzehigen Fuss. Ursachen und Wirkungen derselben. Decimal-System. Abstammung aller höheren Wirbelthiere von einem fünfzehigen Amphibium. Mittelstellung der Amphibien zwischen den niederen und höheren Wirbelthieren. Verwandlung oder Metamorphose der Frösche. Umbildung der Circulations- und Respirations-Organe. Verschiedene Stufen der Amphibien-Verwandlung. Kiemenlurche (Proteus und Axolotl). Schwanzlurche (Molche und Salamander). Froschlurche (Frösche und Kröten). Hauptgruppe der Amnionthiere oder Amnioten (Reptilien, Vögel und Säugethiere). Abstammung aller Amnioten von einer eidechsenartigen gemeinsamen Stammform (Protamnion). Schnabelköpfe (Rhynchocephala), Brückenechse (Hatteria). Erste Bildung der Allantois und des Amnion. Spaltung der Amnioten in zwei verschiedene Linien: einerseits Reptilien (und Vögel), anderseits Säugethiere. Uebergang von den Proreptilien zu den Säugethieren: Säugereptilien (Theromoren). Beckenechsen (Pelycosauria). Die drei Unterklassen der Säugethiere: Monotremen oder Gabelthiere, Maruspialien oder Beutelthiere, Placentalien oder Placentalthiere.

Litteratur:

Johannes Müller, 1832. *Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien.*

Mauro Rusconi, 1854. *Histoire naturelle, développement et metamorphose de la Salamandre terrestre.*

Franz Leydig, 1867—1873. *Beiträge zur Kenntniss der Amphibien (Caecilien, Molche, Batrachier).*

Carl Gegenbaur, 1862. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.*

Alexander Goette, 1874. *Entwickelungsgeschichte der Unke.*

Hermann Credner, 1886. *Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden.*

Paul Sarasin *und* **Fritz Sarasin**, 1889. *Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle (Ichthyophis glutinosus).*

Heinrich Rathke, 1839. *Entwickelungsgeschichte der Natter, der Schildkröten, der Crocodile.*

Albert Günther, 1867. *Contribution to the anatomy of Hatteria (Sphenodon).*

Edward Cope, 1869. *Synopsis of the exstinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America.*

Franz Leydig, 1872. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.*

Karl Zittel, 1886. *Palaeozoologie, III. Bd. (Fossile Amphibien und Reptilien).*

Gustav Steinmann *und* **Ludwig Doederlein**, 1890. *Elemente der Palaeontologie. X. Vertebrata.*

XXII.

Meine Herren!

Mit der phylogenetischen Untersuchung der vier höheren Wirbelthier-Klassen, zu der wir uns jetzt wenden, gewinnt unsere Ahnen-Geschichte viel festeren Boden und viel erfreulichere Klarheit, als sie bisher vielleicht zu besitzen schien. Zunächst verdanken wir eine Reihe von höchst werthvollen Aufschlüssen derjenigen hoch interessanten Wirbelthier-Klasse, die sich unmittelbar an die Dipneusten anschliesst und aus diesen entwickelt hat: den Lurchen oder Amphibien. Dahin gehören die Molche und Salamander, Kröten und Frösche. Früher rechnete man zu den Amphibien nach dem Vorgange von Linné auch noch die sämmtlichen Reptilien (Eidechsen, Schlangen, Crocodile und Schildkröten). Doch sind diese letzteren viel höher organisirt, und schliessen sich in den wichtigsten Eigenthümlichkeiten ihres anatomischen Baues enger an die Vögel als an die Amphibien an. Die echten Amphibien hingegen stehen näher den Dipneusten und den Fischen: sie sind auch viel älter als die Reptilien. Schon während der Steinkohlen-Periode lebten zahlreiche (zum Theil grosse) und sehr entwickelte Amphibien; die ältesten Reptilien dagegen treten erst während der permischen Periode auf. Wahrscheinlich haben sich die Amphibien sogar noch früher, bereits im Laufe der devonischen Periode, aus Dipneusten hervorgebildet. Diejenigen ausgestorbenen Amphibien, deren versteinerte Reste uns aus jener altersgrauen Urzeit (sehr zahlreich namentlich aus der Trias-Periode) erhalten sind, zeichneten sich durch ein zierliches Schuppenkleid oder einen mächtigen Knochenpanzer der Haut aus (ähnlich dem der Crocodile), während die heute noch lebenden Amphibien grösstentheils eine glatte und schlüpfrige Haut besitzen.

Die ältesten von diesen Panzerlurchen (*Phractamphibia*) bilden die Ordnung der Dachköpfe oder Stegocephalen, von denen neuerdings zahlreiche und wohlerhaltene Abdrücke und Ske-

lete in der Steinkohle und im Perm, sowie auch in der Trias gefunden worden sind. Allein schon von dem merkwürdigen *Branchiosaurus amblystomus* (Fig. 262) entdeckte Credner (1886) im Plauenschen Grunde bei Dresden über tausend, zum Theil vortrefflich conservirte Exemplare, so dass er die Anatomie und Ontogenie dieser wichtigen Ahnen-Form in sehr vollkommener Weise herstellen konnte. Die jungen Larven dieser salamander-ähnlichen Thiere (Fig. 262 *A*) zeigten noch vier Paar deutliche Kiemenbogen

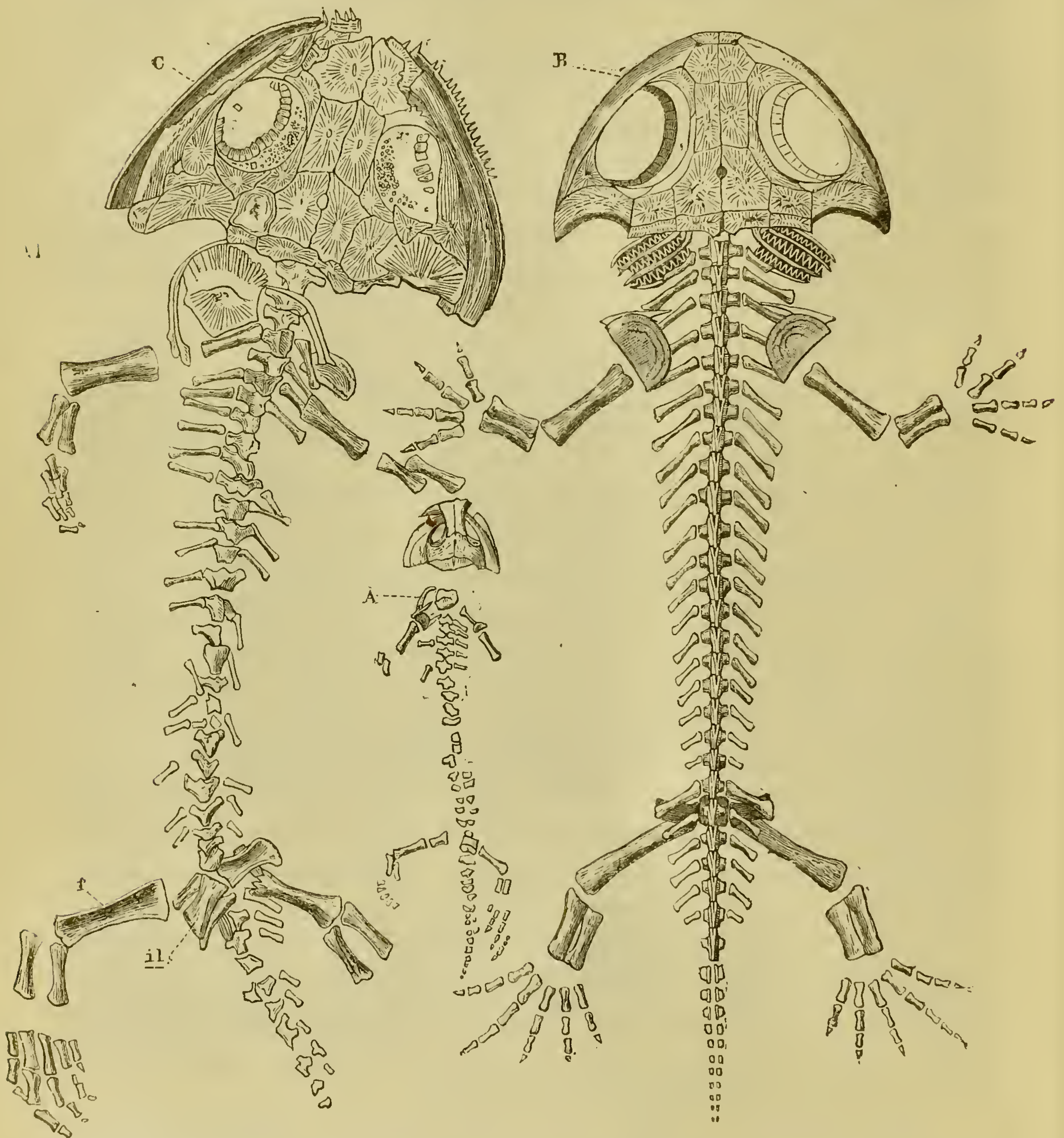


Fig. 262. **Fossiler Panzerlurch aus dem Perm,** im Plauenschen Grunde bei Dresden (*Branchiosaurus amblystomus*). Nach Credner. *A* Skelet einer jungen Larve. *B* Eine Larve, restaurirt, mit Kiemen. *C* Das erwachsene Thier in natürlicher Grösse.

(Fig. 262 B). Junge Thiere von 60—70 mm Länge verloren die Kiemenbüschel uud gingen zur Lungenathmung über; der Rumpf wurde länger, die Beine stärker; der Bauch bedeckte sich mit einem Schuppenpanzer.

Nur unter diesen paläozoischen Stegocephalen, nicht aber unter den heute noch lebenden Amphibien dürfen wir nach solchen Formen suchen, welche unmittelbar auf den Stammbaum unseres Geschlechts zu beziehen und als Vorfahren der drei höheren Wirbelthier-Klassen zu deuten sind. Aber auch die Lurche der Gegenwart besitzen in ihrem inneren anatomischen Bau und namentlich in ihrer Keimesentwickelung so wichtige Beziehungen zu uns, dass wir den Satz aufstellen können: Zwischen den Dipneusten einerseits und den Amnioten (den drei höheren Wirbelthier-Klassen) andererseits hat eine Reihe von ausgestorbenen Zwischenformen existirt, welche wir, wenn wir sie lebend vor uns hätten, ganz gewiss im System als Amphibien aufführen würden. Ihrer ganzen Organisation nach erscheinen auch noch die heutigen Amphibien als eine bedeutungsvolle Uebergangsgruppe. In den wichtigen Verhältnissen der Athmung und des Blutkreislaufs schliessen sie sich noch eng an die Dipneusten an, während sie sich in anderen Beziehungen hoch über dieselben erheben.

Besonders gilt dies in erster Linie von der fortgeschrittenen Bildung ihrer Gliedmaassen oder Extremitäten. Diese erscheinen hier zum ersten Male als fünfzehige Füsse. Die gründlichen Untersuchungen von Gegenbaur haben gezeigt, dass die Flossen der Fische, über welche man früher ganz irrthümliche Vorstellungen hatte, vielzehige Füsse sind. Es entsprechen nämlich die einzelnen knorpeligen oder knöchernen Strahlen, welche in grosser Anzahl in jeder Fischflosse enthalten sind, den Fingern oder Zehen an den Extremitäten der höheren Wirbelthiere. Die einzelnen Glieder eines jeden Flossenstrahles entsprechen den einzelnen Gliedern einer jeden Zehe. Auch bei den Dipneusten ist die Flosse noch ebenso zusammengesetzt wie bei den Fischen, und erst allmählich hat sich aus dieser vielzehigen Fussform die fünfzehige Form hervorgebildet, welche uns zum ersten Male bei den Amphibien entgegentritt. Diese Reduction der Zehenzahl auf die Sechszahl und dann auf die Fünfzahl fand bei denjenigen Dipneusten, die als Stammformen der Amphibien zu betrachten sind, wahrscheinlich schon in der zweiten Hälfte der devonischen Periode, spätestens in der darauf folgenden Steinkohlen-Periode statt. Aus dieser kennen wir schon mehrere Versteinerungen von fünfzehigen

Amphibien. Sehr zahlreich finden sich versteinerte Fusstapfen derselben in der Trias von Thüringen (*Chirotherium*).

Die Fünfzahl der Zehen ist desshalb von der grössten Bedeutung, weil sie sich von den Amphibien auf alle höheren Wirbelthiere vererbt hat. Der Mensch gleicht in dieser wichtigen Beziehung, ebenso wie im ganzen Bau des Knochen-Gerüstes seiner fünfzehigen vier Gliedmaassen, noch vollkommen seinen Amphibien-Ahnen. Eine sorgfältige Vergleichung des Frosch-Skeletes mit unserem eigenen Skelet genügt, um uns davon zu überzeugen. Nun hat aber bekanntlich seit uralter Zeit diese erbliche Fünfzahl unserer Zehen die grösste praktische Bedeutung gewonnen; denn auf dieser Pentadactylie beruht ja unsere ganze Zähl-Methode, unser Decimal-System, unsere davon abgeleitete Eintheilung der Zeit, des Maasses, Gewichtes u. s. w. Es wäre absolut kein Grund einzusehen, weshalb bei den niedersten Amphibien, ebenso wie bei den Reptilien und den höheren Wirbelthieren bis zum Menschen hinauf, ursprünglich fünf Zehen an den Vorder- und Hinterbeinen vorhanden sind, wenn wir nicht die Vererbung von einer gemeinsamen fünfzehigen Stammform als bewirkende Ursache dieser Erscheinung gelten lassen. Die Heredität allein ist im Stande, uns diese Pentanomie zu erklären. Allerdings finden wir bei vielen Amphibien sowohl, als bei vielen höheren Wirbelthieren weniger als fünf Zehen vor. Aber in allen diesen Fällen können wir den Nachweis führen, dass einzelne Zehen rückgebildet und zuletzt ganz verloren gegangen sind. Man kann daher auch die vier höheren Wirbelthier-Klassen, Amphibien und Amnioten, unter dem Begriffe der Pentanomen oder *Pentadactylia* zusammenfassen (vergl. S. 550).

Die bewirkenden Ursachen, durch welche aus der vielzehigen Fischflosse der fünfzehige Fuss der höheren Wirbelthiere bei jener Amphibien-Stammform entstand, sind jedenfalls in der Anpassung an die gänzlich veränderten Functionen zu suchen, welche die Gliedmaassen beim Uebergang vom ausschliesslichen Wasserleben zum theilweisen Landleben erhielten. Während die vielzehige Fischflosse fast ausschliesslich zum Rudern im Wasser gebraucht wurde, musste sie nun daneben auch noch als Stütze beim Fortkriechen auf dem festen Lande dienen. Dadurch wurden ebensowohl die Skelettheile wie die Muskeln der Gliedmaassen umgebildet. Die Zahl der Flossenstrahlen wurde allmählich reducirt und sank zuletzt bis auf fünf. Diese fünf übrig gebliebenen Strahlen aber entwickelten sich um so kräftiger. Die weichen Knorpelstrahlen

gingen in feste Knochenstäbe über. Auch das übrige Skelet gewann bedeutend an Festigkeit. So entstand aus dem einarmigen Hebel der vielzehigen Fischflosse das vollkommnere mehrarmige Hebelsystem der fünfzehigen Lurch-Gliedmaassen. Die Bewegungen des Körpers wurden aber nicht allein kräftiger, sondern auch mannichfaltiger. Die einzelnen Theile des Skelet-Systems und damit im Zusammenhang auch des Muskel-Systems begannen sich mehr und mehr zu differenziren. Bei der nahen Wechselbeziehung, in welcher das Muskel-System zum Nerven-System steht, musste natürlich auch dieses bedeutende Fortschritte in Function und Structur machen. So finden wir denn auch wirklich das Gehirn bei den höheren Amphibien schon bedeutend weiter entwickelt, als bei den Fischen, den Lurchfischen und den niederen Amphibien.

Diejenigen Organe, welche durch die amphibische Lebensweise am meisten umgebildet werden, sind, wie wir schon bei den Dipneusten gesehen haben, die Werkzeuge der Athmung und des Blutkreislaufes, die Respirations- und Circulations-Organe. Der erste Fortschritt in der Organisation, welchen der Uebergang von Wasserleben zum Landleben forderte, war nothwendig die Beschaffung eines Luftathmungs-Organes, einer Lunge. Diese bildete sich unmittelbar aus der bereits vorhandenen und von den Fischen geerbten Schwimmblase hervor. Anfangs wird die Function derselben noch ganz hinter diejenige des älteren Wasserathmungs-Organes, der Kiemen, zurückgetreten sein. So finden wir denn auch noch bei den niedersten Amphibien, den Kiemenlurchen, dass sie, gleich den Dipneusten, den grössten Theil ihres Lebens im Wasser zubringen und demgemäss Wasser durch Kiemen athmen. Nur in kurzen Zwischenpausen kommen sie an die Wasseroberfläche oder kriechen aus dem Wasser auf's Land und athmen dann Luft durch Lungen. Aber schon ein Theil der Schwanzlurche, der Molche und Salamander, bleibt nur in seiner Jugend ganz im Wasser und hält sich später grösstentheils auf dem festen Lande auf. Sie athmen im erwachsenen Zustande nur noch Luft durch Lungen. Dasselbe gilt auch von den höchst entwickelten Amphibien, den Froschlurchen (Fröschen und Kröten); einzelne der letzteren haben sogar schon die kiementragende Larvenform ganz verloren[153]). Auch bei einigen kleinen, schlangenähnlichen Amphibien, den Caecilien (welche gleich Regenwürmern in der Erde leben), ist dies der Fall.

Das hohe Interesse, welches die Naturgeschichte der Amphibien-Klasse darbietet, liegt ganz besonders in dieser vollständigen Mittelstellung zwischen den niederen und

höheren Wirbelthieren. Während die niederen Amphibien in ihrer ganzen Organisation sich unmittelbar an die Dipneusten und Fische anschliessen, vorzugsweise im Wasser leben und Wasser durch Kiemen athmen, vermitteln die höheren Amphibien ebenso unmittelbar den Anschluss an die Amnioten, leben gleich diesen vorzugsweise auf dem Lande und athmen Luft durch Lungen.



Fig. 263.



Fig. 264.

Fig. 263. **Larve des gefleckten Erdsalamanders** (*Salamandra maculata*), von der Bauchseite. In der Mitte tritt noch ein Dottersack aus dem Darm hervor. Die äusseren Kiemen sind zierlich baumförmig verästelt. Die beiden Beinpaare sind noch sehr klein.

Fig. 264. **Larve des gemeinen Grasfrosches** (*Rana temporaria*), sogenannte „Kaulquappe" (Kaulpadde). *m* Mund. *n* Ein paar Saugnäpfe zum Ansaugen an Steinen. *d* Hautfalte, aus der der Kiemendeckel entsteht; dahinter die Kiemenspalte, aus der die Kiemenbäumchen (*k*) vorragen. *s* Schwanzmuskeln. *f* Hautflossensaum des Schwanzes.

Aber in ihrer Jugend gleichen die letzteren den ersteren und erreichen erst in Folge einer vollständigen Verwandlung jenen höheren Entwickelungsgrad. Die individuelle Keimesgeschichte der meisten höheren Amphibien wiederholt noch heute getreu die Stammesgeschichte der ganzen Klasse, und die verschiedenen Stufen der Umbildung, welche der Uebergang vom Wasserleben zum Landleben

bei den niederen Wirbelthieren während der devonischen oder Steinkohlen-Periode bedingte, führt Ihnen noch jetzt in jedem Frühjahr jeder beliebige Frosch vor Augen, der sich in unseren Teichen und Sümpfen aus dem Ei entwickelt.

Gleich den geschwänzten Salamandern (Fig. 263) verlässt auch jeder gemeine Frosch das Ei in Gestalt einer Larve, welche völlig von dem ausgebildeten Frosche verschieden ist (Fig. 264). Der kurze Rumpf geht in einen langen Schwanz über, der vollkommen die Gestalt und den Bau eines Fischschwanzes hat (*s*). Beine fehlen anfangs noch vollständig. Die Athmung geschieht ausschliesslich durch Kiemen, anfangs äussere (*k*), später innere Kiemen. Dem entsprechend ist auch das Herz ganz wie bei den Fischen gebildet und besteht bloss aus zwei Abtheilungen, einer Vorkammer, welche das venöse Blut aus dem Körper aufnimmt, und einer Kammer, welche dasselbe durch den Arterien-Kegel in die Kiemen treibt (*Ichthyocardia*, S. 550).

In dieser Fischform schwimmen die Larven unserer Frösche, die sogenannten „Kaulquappen" (*Gyrini*), in jedem Frühjahr massenhaft in unseren Teichen und Tümpeln umher, wobei sie ihren muskulösen Schwanz als Ruderorgan, ebenso wie die Fische und die Ascidien-Larven, gebrauchen. Erst nachdem dieselben zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind, beginnt die merkwürdige Verwandlung der Fischform in die Froschform. Aus dem Schlunde wächst ein Blindsack hervor, welcher sich in ein paar geräumige Säcke ausbuchtet: das sind die Lungen. Die einfache Herzkammer zerfällt durch Ausbildung einer Scheidewand in zwei Vorkammern, und gleichzeitig gehen beträchtliche Veränderungen in der Bildung der wichtigsten Arterien-Stämme vor sich. Während vorher alles Blut aus der Herzkammer durch die Aortenbogen in die Kiemen trat, geht jetzt nur ein Theil desselben in die Kiemen, ein anderer Theil durch die neugebildete Lungenarterie in die Lungen. Von hier kehrt arterielles Blut in die linke Vorkammer des Herzens zurück, während sich das venöse Körperblut in der rechten Vorkammer sammelt. Da beide Vorkammern in die einfache Herzkammer münden, enthält diese nunmehr gemischtes Blut. Aus der Fisch-Form ist jetzt die Dipneusten-Form geworden. Im weiteren Verlaufe der Verwandlung gehen die Kiemen mit den Kiemengefässen vollständig verloren, und es tritt ausschliesslich Lungenathmung ein. Später wird auch der lange Ruderschwanz abgeworfen, und der Frosch hüpft nun mit den inzwischen hervorgesprossten Beinen an's Land[150]) (*Amphicardia*, S. 550).

Diese merkwürdige Metamorphose der Amphibien ist für die Stammesgeschichte des Menschen höchst lehrreich und gewinnt dadurch besonderes Interesse, dass die verschiedenen Gruppen der heute noch lebenden Amphibien auf verschiedenen Stufen der Stammesgeschichte stehen geblieben sind, entsprechend dem biogenetischen Grundgesetze. Da treffen wir zuerst eine tief stehende niederste Amphibien-Ordnung, die Kiemenlurche (*Sozobranchia*), welche ihre Kiemen während des ganzen Lebens behalten, wie die Fische. Hierher gehört unter Anderen der bekannte blinde Kiemenmolch der Adelsberger Grotte (*Proteus anguineus*), ferner der Armmolch von Südcarolina (*Siren lacertina*) und der Axolotl aus Mexico (*Siredon pisciformis*). Alle diese Kiemenmolche sind fischähnliche, langgeschwänzte Thiere und bleiben in Bezug auf die Athmungs- und Kreislaufs-Organe auf derselben Stufe zeitlebens stehen, welche die Dipneusten einnehmen. Sie haben gleichzeitig Kiemen und Lungen, und können je nach Bedürfniss entweder Wasser durch Kiemen oder Luft durch Lungen athmen. Bei einer zweiten Ordnung, bei den Salamandern, gehen die Kiemen während der Verwandlung verloren, und sie athmen als erwachsene Thiere bloss Luft durch Lungen. Die Ordnung führt den Namen Schwanzlurche (*Sozura*), weil sie den langen Schwanz zeitlebens behalten. Dahin gehören die gemeinen Wassermolche (*Triton*), die unsere Teiche im Sommer massenhaft bevölkern, und die schwarzen gelbgefleckten Erdmolche oder Erdsalamander (*Salamandra*), die in unseren feuchten Wäldern leben. Diese letzteren gehören zu den merkwürdigsten einheimischen Thieren, da sie sich durch viele anatomische Eigenthümlichkeiten als uralte und hoch conservative Wirbelthiere ausweisen [151]). Einige Schwanzlurche haben noch die Kiemenspalte an der Seite des Halses behalten, obwohl sie die Kiemen selbst verloren haben (*Menopoma*). Wenn man die Larven unserer Salamander (Fig. 263) und Tritonen zwingt, im Wasser zu bleiben und sie gar nichts an's Land lässt, kann man sie dadurch unter günstigen Umständen veranlassen, ihre Kiemen beizubehalten. Dann werden sie in diesem fischähnlichen Zustande geschlechtsreif und bleiben gezwungen auf der niederen Entwickelungsstufe der Kiemenlurche zeitlebens stehen.

Das umgekehrte Experiment leistet ein mexicanischer Kiemenmolch, der fischförmige Axolotl (*Siredon pisciformis*). Früher hielt man denselben für einen permanenten Kiemenlurch, der in diesem fischähnlichen Zustande zeitlebens verharrt. Unter Hunderten dieser Thiere aber, welche im Pariser Pflanzengarten gehalten wurden,

gingen einige Individuen aus unbekannten Gründen an das Land, verloren ihre Kiemen und verwandelten sich in eine dem Salamander sehr nahestehende Form (*Amblystoma*); in diesem Zustande wurden sie geschlechtsreif[152]. Man hat diese Erscheinung, die sehr grosses Aufsehen erregte, als ein ganz besonderes Wunder angestaunt, obwohl jeder gemeine Frosch und Salamander uns in jedem Frühjahr dieselbe Verwandlung vor Augen führt. Die ganze wichtige Metamorphose, die von dem wasserbewohnenden und kiemenathmenden Thiere zu dem landbewohnenden und lungenathmenden Thiere führt, ist hier ebenfalls Schritt für Schritt zu verfolgen. Was aber hier am Individuum während der Keimesgeschichte geschieht, das ist ebenso im Verlaufe der Stammesgeschichte an der ganzen Klasse vor sich gegangen.

Noch weiter als bei den Salamandern geht die Metamorphose bei der dritten Amphibien-Ordnung, bei den Froschlurchen (*Batrachia* oder *Anura*). Dahin gehören alle die verschiedenen Arten der Kröten, Unken, Wasserfrösche, Laubfrösche u. s. w. Diese verlieren während ihrer Umwandlung nicht allein die Kiemen, sondern auch den Ruderschwanz; bald früher, bald später fällt derselbe ab. Uebrigens verhalten sich die verschiedenen Arten in dieser Beziehung ziemlich verschieden. Bei den meisten Froschlurchen werfen die Larven den Schwanz schon früh ab, so dass die ungeschwänzte Froschform nachher noch beträchtlich wächst. Andere hingegen, wie namentlich der brasilianische Trugfrosch (*Pseudes paradoxus*), aber auch unsere einheimische Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*), verharren sehr lange in der Fischform und behalten einen ansehnlichen Schwanz fast bis zur Erreichung ihrer vollständigen Grösse; sie erscheinen daher nach vollbrachter Verwandlung viel kleiner als vorher. Das andere Extrem zeigen einige in neuester Zeit bekannt gewordenen Frösche, welche ihre ganze historische Metamorphose eingebüsst haben, und bei welchen aus dem Ei nicht die geschwänzte kiementragende Larve, sondern der fertige, schwanzlose und kiemenlose Frosch ausschlüpft. Diese Frösche sind Bewohner isolirter oceanischer Inseln, welche ein trockenes Klima besitzen und oft lange Zeit hindurch des süssen Wassers entbehren. Da dieses letztere für die kiemenathmenden Kaulquappen unentbehrlich ist, haben sich die Frösche jenem örtlichen Mangel angepasst und ihre ursprüngliche Metamorphose ganz aufgegeben (so z. B. der Laubfrosch von Martinique, *Hylodes martinicensis*)[153].

Der ontogenetische Verlust der Kiemen und des Schwanzes bei den Fröschen und Kröten kann phylogenetisch natürlich nur dahin

gedeutet werden, dass dieselben von langschwänzigen, salamanderartigen Amphibien abstammen. Das geht auch aus der vergleichenden Anatomie beider Gruppen unzweifelhaft hervor. Jene merkwürdige Verwandlung ist aber auch ausserdem desshalb von allgemeinem Interesse, weil sie ein bestimmtes Licht auf die Phylogenie der schwanzlosen Affen und des Menschen wirft. Auch die Vorfahren der letzteren waren langschwänzige und kiemenathmende Thiere gleich den Kiemenlurchen, wie der Schwanz und die Kiemenbogen des menschlichen Embryo unwiderleglich darthun.

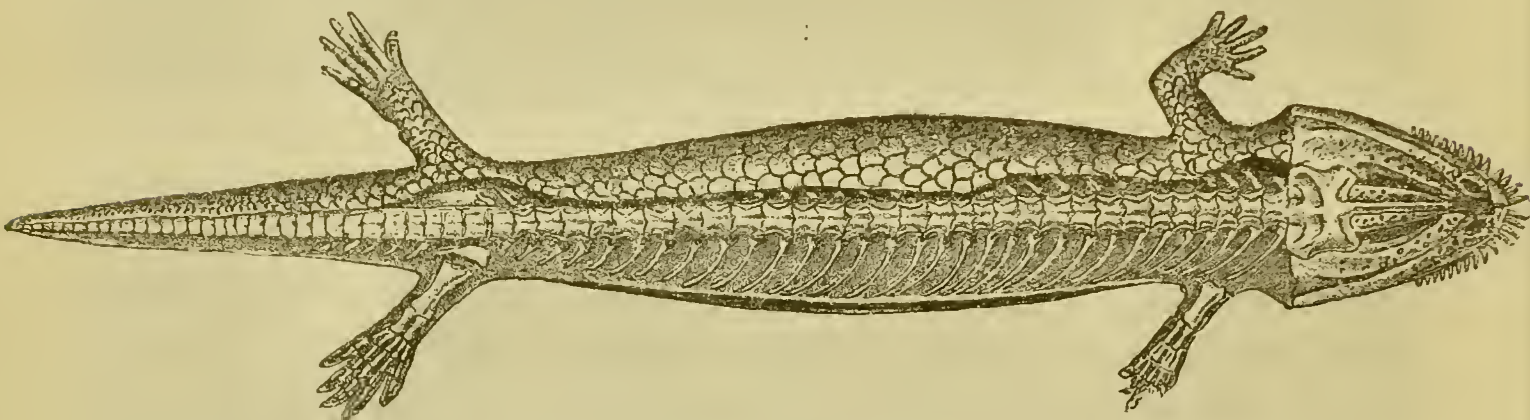


Fig. 265. **Fossiler Panzerlurch** aus der böhmischen Steinkohle (*Seeleya*). Nach FRITSCH. Links ist der Schuppenpanzer erhalten.

Unzweifelhaft hat die Amphibien-Klasse während des paläozoischen Zeitalters (und zwar schon während der Steinkohlen-Periode) eine Reihe von Formen enthalten, welche als directe Vorfahren der Säugethiere, und also auch des Menschen zu betrachten sind. Diese unsere Amphibien-Ahnen dürfen wir aber aus vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Gründen nicht — wie man vielleicht erwarten könnte — unter den schwanzlosen Froschlurchen, sondern nur unter den geschwänzten niederen Amphibien suchen. Mit Sicherheit dürfen wir hier mindestens zwei ausgestorbene Lurch-Gruppen als directe Vorfahren des Menschen betrachten: erstens die kiemenathmenden Stegocephalen (Fig. 265), und zweitens lungenathmende Panzerlurche, welche die Kiemen verloren hatten. Unter den lebenden Nacktlurchen (*Lissamphibia*) sind noch heute die älteren Kiemenlurche (*Perennibranchia*) zeitlebens mit äusseren Kiemen versehen, während die jüngeren Salamander (*Urodela*) sie nur als Larven in der Jugend besitzen. Diejenigen kiemenlosen Amphibien-Ahnen der Amnioten, welche wir als die phylogenetisch jüngsten Glieder der Lurch-Klasse anzusehen haben, werden noch mit Schuppen bedeckt, sonst aber gewöhnlichen Salamandern sehr ähnlich gewesen sein. Ist doch sogar im Jahre 1725 das versteinerte Skelet eines ausgestorbenen Salamanders (der

dem heutigen Riesen-Salamander von Japan nahe stand) von dem Schweizer Naturforscher Scheuchzer als Skelet eines versteinerten Menschen aus der Sündfluth-Zeit beschrieben worden! („*Homo diluvii testis*“)[154].

Als diejenige Wirbelthierform, die in unserer Ahnenreihe nun zunächst an diese Amphibien-Ahnen sich anschliesst, haben wir jetzt ein eidechsenähnliches Thier zu betrachten, auf dessen frühere Existenz wir mit der grössten Sicherheit aus den bekannten Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie schliessen können. Die lebende *Hatteria* von Neuseeland (Fig. 266) und die ausgestorbenen Rhynchocephalen der permischen Periode (Fig. 267) sind dieser wichtigen Stammform nächstverwandt; wir wollen sie einstweilen Protamnion oder Uramnioten nennen. Alle Wirbelthiere nämlich, die über den Amphibien stehen — die drei Klassen der Reptilien, Vögel und Säugethiere — unterscheiden sich in ihrer gesammten Organisation so wesentlich von allen bisher betrachteten niederen Wirbelthieren und stimmen hingegen unter sich so sehr überein, dass wir sie alle in einer einzigen Gruppe unter der Bezeichnung der Amnionthiere (*Amniota*) zusammenfassen. Bei diesen drei Thierklassen allein kommt die Ihnen bereits bekannte merkwürdige embryonale Umhüllung zu Stande, welche wir als Amnion oder Fruchthaut bezeichnen, eine cenogenetische Anpassung, welche als Folge des Einsinkens des wachsenden Embryo in den Dottersack anzusehen ist[155]. (Vergl. S. 271, 310.)

Sämmtliche uns bekannte Amnionthiere, alle Reptilien, Vögel und Säugethiere (mit Inbegriff des Menschen) stimmen in so vielen wichtigen Beziehungen ihrer inneren Organisation und Entwickelung überein, dass ihre gemeinsame Abstammung von einer einzigen Stammform mit völliger Sicherheit behauptet werden kann. Wenn irgendwo die Zeugnisse der vergleichenden Anatomie und Ontogenie ganz unverdächtig sind, so ist es gewiss hier der Fall. Denn alle die einzelnen Merkwürdigkeiten und Eigenheiten, welche in Begleitung und im Gefolge der Amionbildung auftreten, und welche Sie aus der embryonalen Entwickelung des Menschen jetzt bereits kennen, ferner zahlreiche Eigenthümlichkeiten in der Entwickelungsgeschichte der Organe, die wir später noch im Einzelnen verfolgen werden, endlich die wichtigsten speciellen Einrichtungen im inneren Körperbau aller entwickelten Amnioten — bezeugen mit solcher Klarheit den gemeinsamen Ursprung aller Amnionthiere von einer einzigen ausgestorbenen Stammform, dass wir uns unmöglich einen polyphyletischen Ursprung derselben aus

mehreren unabhängigen Stammformen vorstellen können. Jene unbekannte gemeinsame Stammform ist eben unser Uramniote (*Protamnion*). In der äusseren Erscheinung wird dieses Protamnion höchst wahrscheinlich eine Mittelform zwischen Salamander und Eidechse gewesen sein.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich als Zeitpunkt für die Entstehung der Protamnioten die permische Periode bezeichnen, vielleicht schon der Anfang, vielleicht erst das Ende dieser Periode. Dies geht nämlich daraus hervor, dass erst in der Steinkohlen-Periode die Amphibien zur vollen Entwickelung gelangen, und dass gegen das Ende der permischen Periode bereits die ersten fossilen Reptilien auftreten (*Palaeohatteria*, *Homoeosaurus*, *Proterosaurus*). Unter den wichtigen und folgenschweren Veränderungen der Wirbelthier-Organisation, welche während dieser permischen Zeit die Entstehung der ersten Amnionthiere aus salamanderartigen Amphibien bedingten, sind vor allen folgende drei hervorzuheben: erstens der gänzliche Verlust der wasserathmenden Kiemen und die Umbildung der Kiemenbogen in andere Organe, zweitens die Ausbildung der Allantois oder des Urharnsackes, und drittens endlich die Entstehung des Amnion.

Als einer der hervorstechendsten Charaktere aller Amnioten muss der gänzliche Verlust der respiratorischen Kiemen angesehen werden. Alle Amnionthiere, auch die im Wasser lebenden (z. B. Seeschlangen, Walfische), athmen ausschliesslich Luft durch Lungen, niemals mehr Wasser durch Kiemen. Während sämmtliche Amphibien (mit ganz vereinzelten Ausnahmen) in der Jugend ihre Kiemen noch längere oder kürzere Zeit behalten und eine Zeit lang (wenn nicht immer) durch Kiemen athmen, ist von jetzt an von gar keiner Kiemenathmung mehr die Rede. Schon das Protamnion muss die Wasserathmung vollständig aufgegeben haben. Trotzdem bleiben aber die Kiemenbogen in Folge von Vererbung allgemein noch bestehen und entwickeln sich zu ganz anderen (theilweise rudimentären) Organen: zu den verschiedenen Theilen des Zungenbeins, zu bestimmten Theilen des Kiefergerüstes, des Gehörorgans u. s. w. Jedoch findet sich bei den Embryonen der Amnioten niemals auch nur eine Spur von Kiemenblättchen, von wirklichen Athmungsorganen auf den Kiemenbogen vor.

Mit diesem gänzlichen Kiemenverluste steht wahrscheinlich die Ausbildung eines andern Organs in Zusammenhang, welches Ihnen bereits aus der menschlichen Ontogenie wohl bekannt ist, nämlich

der Allantois oder des Urharnsackes (vergl. S. 367). Höchst wahrscheinlich ist die Harnblase der Dipneusten als der erste Anfang der Allantoisbildung zu bezeichnen. Schon hier treffen wir eine Harnblase an, welche aus der unteren Wand des hinteren Darmendes hervorwächst und als Behälter für das Nieren-Secret dient. Auch auf die Amphibien hat sich jenes Organ von da vererbt, wie wir bei jedem Frosche sehen können. Aber erst bei den drei höheren Wirbelthierklassen gelangt die Allantois zu besonderer Entwickelung, tritt schon frühzeitig weit aus dem Leibe des Embryo hervor, und bildet einen grossen, mit Flüssigkeit gefüllten Sack, auf welchem sich eine beträchtliche Menge von grossen Blutgefässen ausbreitet. Dieser Sack übernimmt hier zugleich überall einen Theil der Ernährungs-Functionen. Derselbe Urharnsack bildet bei den höheren Säugethieren und beim Menschen nachher die Placenta oder den Aderkuchen.

Die Ausbildung des Amnion und der Allantois, sowie der gänzliche Verlust der Kiemen und die ausschliessliche Lungenathmung sind die entscheidendsten Charaktere, durch welche sämmtliche Amnionthiere den von uns bisher betrachteten niederen Wirbelthieren sich gegenüberstellen. Dazu kommen noch einige mehr untergeordnete Eigenschaften, welche sich beständig in der ganzen Amnioten-Abtheilung vererben und den Amnionlosen allgemein fehlen. Ein auffallender embryonaler Charakter der Amnioten besteht in der starken Kopfkrümmung und Nackenkrümmung des Embryo. Bei den Amnionlosen ist der Embryo entweder von Anfang an ziemlich gerade gestreckt, oder der ganze Körper ist einfach sichelförmig gekrümmt, entsprechend der Wölbung des Dottersackes, dem er mit der Bauchseite anliegt; aber es sind keine scharfen winkeligen Knickungen im Verlaufe der Längsaxe vorhanden. Dagegen tritt bei allen Amnioten schon sehr frühzeitig eine auffallende Knickung des Körpers ein (S. 360); und zwar in der Weise, dass der Rücken des Embryo sich stark hervorwölbt, der Kopf fast rechtwinkelig gegen die Brust herabgedrückt und der Schwanz gegen den Bauch eingeschlagen erscheint. Das einwärts gekrümmte Schwanzende nähert sich so sehr der Stirnseite des Kopfes, dass sich beide oft beinahe berühren. (Vergl. Taf. VI—IX.) Diese auffallende dreifache Knickung des Embryo-Körpers, die wir früher in der Ontogenese des Menschen betrachtet und als Scheitelkrümmung, Nackenkrümmung und Schwanzkrümmung unterschieden haben, ist eine charakteristische, gemeinsame Eigenthümlichkeit der Embryonen aller Reptilien, Vögel und Säugethiere.

Aber auch in der Ausbildung vieler inneren Organe zeigt sich bei allen Amnionthieren ein Fortschritt, durch den sie sich über die höchsten Amnionlosen erheben. Insbesondere bildet sich im Herzen eine Scheidewand innerhalb der einfachen Kammer aus, durch welche dieselbe in zwei Kammern, eine rechte und linke, zerfällt. Im Zusammenhang mit der völligen Metamorphose der Kiemenbogen findet eine weitere Entwickelung des Gehörorgans statt. Ebenso zeigt sich ein bedeutender Fortschritt in der Ausbildung des Gehirns, des Skelets, des Muskel-Systems und anderer Theile. Als eine der wichtigsten Veränderungen ist schliesslich noch die Neubildung der Nieren hervorzuheben. Bei allen niederen bis jetzt betrachteten Wirbelthieren haben wir als ausscheidende oder Harn absondernde Apparate die Urnieren angetroffen, welche auch bei allen höheren Wirbelthieren bis zum Menschen hinauf sehr frühzeitig im Embryo auftreten. Allein bei den Amnionthieren verlieren diese uralten Urnieren schon frühzeitig während des Embryolebens ihre Function, und diese wird von den bleibenden Nachnieren oder „secundären Nieren“ übernommen, welche aus dem Endabschnitte der Urnierengänge hervorwachsen.

Wenn Sie nun alle diese Eigenthümlichkeiten der Amnionthiere nochmals zusammenfassend überblicken, so werden Sie nicht zweifeln können, dass alle Thiere dieser Gruppe, alle Reptilien, Vögel und Säugethiere, gemeinsamen Ursprungs sind und eine einzige stammverwandte Hauptabtheilung bilden. Zu dieser gehört aber auch unser eigenes Geschlecht. Auch der Mensch ist seiner ganzen Organisation und Keimesgeschichte nach ein echtes Amnionthier und stammt mit allen übrigen Amnioten zusammen von dem Protamnion ab. Wenn auch schon zu Ende (oder vielleicht selbst in der Mitte) des paläozoischen Zeitalters entstanden, kam dennoch die ganze Gruppe erst während des mesozoischen Zeitalters zu ihrer vollen Entfaltung und Blüthe. Die beiden Klassen der Vögel und Säugethiere treten innerhalb dieser Hauptperiode überhaupt zuerst auf. Aber auch die Reptilien-Klasse entfaltet erst innerhalb derselben ihre ganze Mannichfaltigkeit, und nach ihr wird sie sogar „das Zeitalter der Reptilien“ genannt. Auch das ausgestorbene Protamnion, die Stammform der ganzen Gruppe, ist ihrer gesammten Organisation nach zu den Reptilien zu stellen; wir wollen die zugehörige Stammgruppe einstweilen als Proreptilien bezeichnen.

Den Stammbaum der ganzen Amnioten-Gruppe legt uns in den wesentlichsten Grundzügen gegenwärtig ihre Paläontologie, ver-

gleichende Anatomie und Ontogenie klar vor Augen. Die nächste Descendenten-Gruppe des Protamnion spaltete sich in zwei divergirende Aeste. Die eine Hauptlinie, welche demnächst allein unser ganzes Interesse in Anspruch nehmen wird, bildet die Klasse der Säugethiere (*Mammalia*). Die andere Hauptlinie, welche nach einer ganz anderen Richtung hin sich fortschreitend entwickelte, und welche nur an der Wurzel mit der Säugethierlinie zusammenhängt, ist die umfangreiche vereinigte Gruppe der Reptilien und Vögel. Die beiden letzteren Klassen kann man mit HUXLEY als Sauropsiden zusammenfassen. Als gemeinsame Stammform dieser Hauptlinie ist ein ausgestorbenes eidechsenartiges Reptil aus der Gruppe der Schnabelköpfe (*Rhynchocephala*) zu betrachten. Aus diesem haben sich als mannichfach divergirende Zweige die Schlangen, Crocodile, Schildkröten, Drachen u. s. w., kurz alle die verschiedenen Formen der Reptilien-Klasse entwichelt. Aber auch die merkwürdige Klasse der Vögel hat sich direct aus einem Zweige der Reptilien-Gruppe entwickelt, wie jetzt mit absoluter Sicherheit fest steht. Die Embryonen der Reptilien und Vögel sind noch bis in späte Zeit hinein identisch und theilweise auch noch später überraschend ähnlich. (Vergl. Taf. VI und VII.) Ihre ganze Organisation stimmt so auffallend überein, dass kein Anatom mehr an der Abstammung der Vögel von den Reptilien zweifelt. Die Säugethier-Linie hingegen ist aus der Gruppe der Säugereptilien (*Theromora*), einem anderen Zweige der Proreptilien, hervorgegangen. Sie hat zwar an der tiefsten Wurzel mit der Reptilien-Linie zusammengehangen, dann aber sich völlig von ihr getrennt und ganz eigenartig entwickelt. Als höchstes Entwickelungs-Product dieser Säugethier-Linie tritt uns der Mensch entgegen, die sogenannte „Krone der Schöpfung".

Die phylogenetische Hypothese, dass die drei höheren Wirbelthier-Klassen einen einheitlichen Amnioten-Stamm darstellen, und dass die gemeinsame Wurzel dieses Stammes in der Amphibien-Klasse zu suchen ist, wird jetzt allgemein angenommen. Ich hatte diese Hypothese schon vor 25 Jahren in meiner „Generellen Morphologie" aufgestellt und die hypothetische gemeinsame Stammgruppe als *Protamnioten*, später als *Proreptilien* oder *Tocosaurier* bezeichnet. Aber erst später wurden die zahlreichen paläozoischen Versteinerungen bekannt, welche jenen wichtigen, auf die Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie gegründeten Hypothese die handgreifliche paläontologische Grundlage geben. Erst im Laufe des letzten Decenniums (seit 1881) lernten wir durch die ausge-

zeichneten Untersuchungen von Credner und Cope jene drei bedeutungsvollen Vertebraten-Ordnungen näher kennen und würdigen, welche für diesen Abschnitt unseres Stammbaums von der höchsten Bedeutung sind: 1. die carbonischen *Stegocephalen*, mit denen die Reihe der Pentanomen oder der fünfzehigen Wirbelthiere beginnt; 2. die permischen *Rhynchocephalen*, die aus jenen hervorgegangen sind und die Wurzel des Amnioten-Stammes bilden; 3. die permischen *Theromoren*, die unmittelbar von den letzteren zu den Säugethieren hinüberführen.

Die Ordnung der Schnabelköpfe (*Rhynchocephala*) lenkt hier als die gemeinsame Stammgruppe der Amnionthiere zunächst unsere besondere Aufmerksamkeit auf sich. Diese Ordnung wurde schon 1867 von Günther aufgestellt, für eine einzige Reptilien-Form, die man bis dahin als eine einfache Eidechse betrachtet hatte. Das ist die merkwürdige, nur auf der Insel Neuseeland lebende

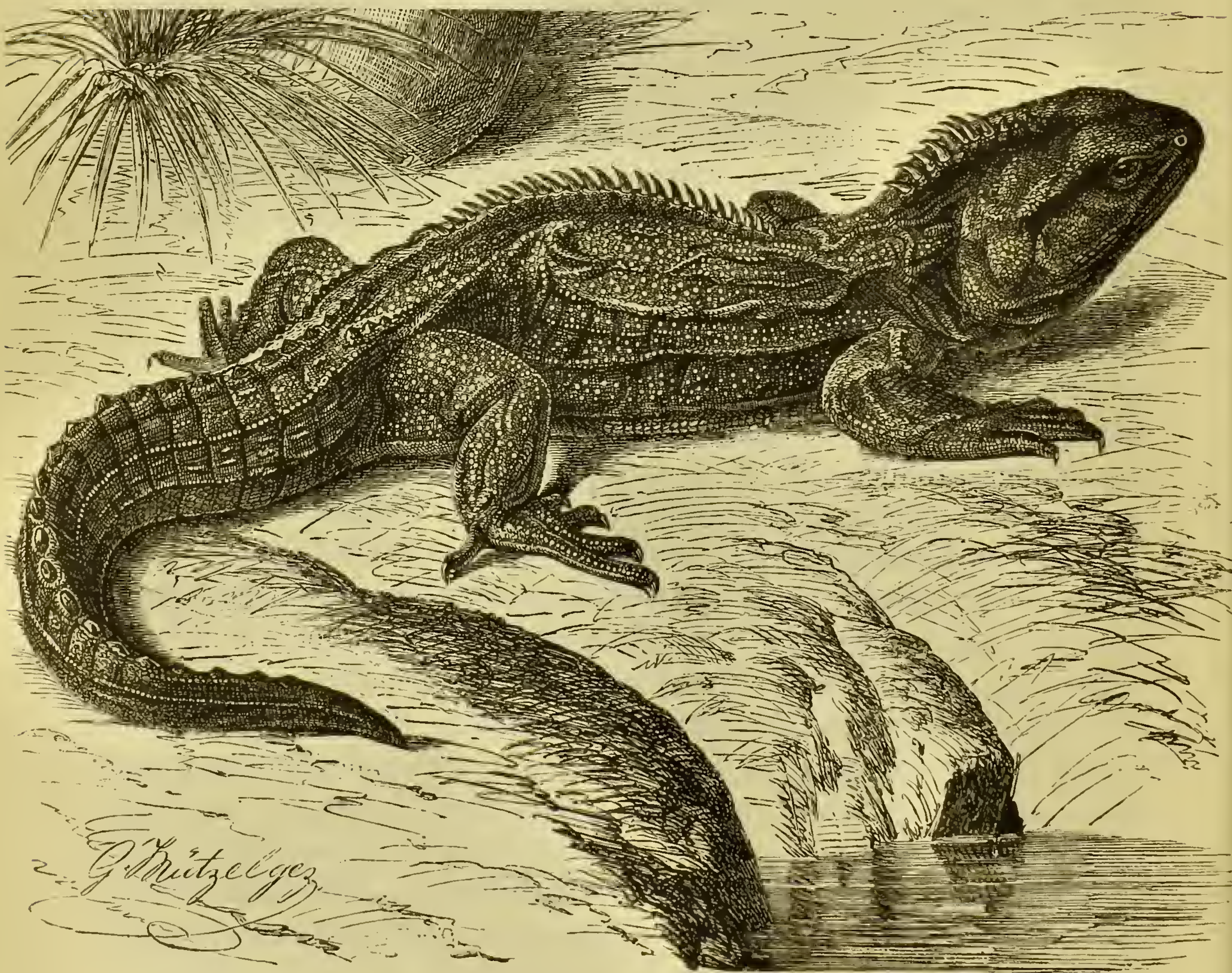


Fig. 266. Die Brückenechse (*Hatteria punctata*) von Neuseeland. (Das einzige lebende Proreptil.) Aus Brehm's Thierleben.

Brücken-Echse, *Hatteria punctata* (Fig. 266). Aeusserlich ist dieses Proreptil zwar von einer gewöhnlichen Eidechse wenig verschieden; allein in vielen und wichtigen Merkmale ihres inneren Baues, vor allen in der primitiven Bildung der Wirbelsäule, des Schädels und der Gliedmaassen, nimmt sie eine viel tiefere Stellung ein und nähert sich ihren nächsten Lurch-Ahnen, den Stegocephalen. Demnach ist Hatteria unter allen lebenden Reptilien als die phylogenetisch älteste Form zu betrachten, als ein isolirter Ueberrest aus der uralten permischen Schöpfungs-Periode,

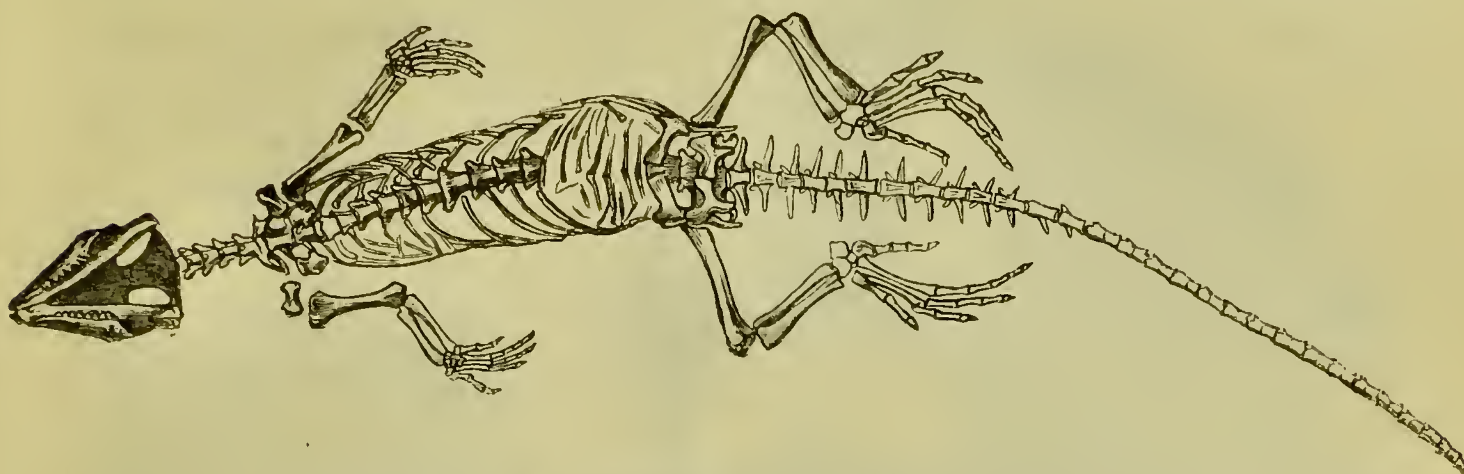


Fig. 267. **Homoeosaurus pulchellus**, ein jurassisches Proreptil aus dem Jura von Kehlheim. Nach ZITTEL.

welcher der gemeinsamen Stammform der Amnioten noch ganz nahe steht. Sie dürfte von dieser ausgestorbenen Stammform, unseren hypothetischen Protamnioten, so wenig verschieden sein, dass wir Beide in der Stammgruppe der Proreptilien zusammenfassen können. Zu derselben Gruppe gehört auch die permische *Palaeohatteria*, welche CREDNER 1888 im rothliegenden Gestein des Plauenschen Grundes bei Dresden entdeckt hat (Fig. 268). Noch näher jenen verwandt ist vielleicht die jurassische Gattung *Homoeosaurus* (Fig. 267), von welcher trefflich erhaltene Skelete im lithographischen Schiefer von Sohlenhofen vorkommen. Etwas weiter entfernen sich von der Stammform die permischen Proterosaurier; zu diesen gehört die berühmte „Ur-Eidechse“ des Kupferschiefers von Eisenach, eines der ältesten und der zuerst beschriebenen fossilen Reptilien; sie wurde schon 1706 von dem Berliner Arzte SPENER als „Krokodil“ beschrieben und später ihm zu Ehren *Proterosaurus Speneri* benannt.

Diese merkwürdigen „Brückenechsen“ sind nicht allein als die Stammgruppe der Amnioten von grösster Bedeutung; sondern sie schlagen auch die Brücke von den Reptilien zu den Säugethieren, und zwar zunächst zu den kaltblütigen Vorläufern dieser Klasse,

zu den Theromoren. Mit diesem Namen bezeichnet COPE eine höchst interessante und formenreiche Gruppe von ausgestorbenen Reptilien, von denen wir fossile Reste nur aus dem permischen System und der Trias kennen. Schon vor dreissig Jahren wurden einige dieser Therosaurier (Süsswasser-Bewohner) von OWEN als *Anomodontia* beschrieben. Aber erst in den letzten zehn Jahren hat der verdienstvolle nordamerikanische Paläontologe COPE unsere Kenntniss derselben sehr erweitert und die Ansicht begründet, dass in dieser Ordnung die Stammformen der Säugethiere zu suchen sind. In der That stehen die Theromoren den Säugethieren in den wesentlichsten Eigenthümlichkeiten des Körperbaues näher als alle anderen Reptilien. Ganz besonders gilt das von den Beckenechsen (*Pelycosauria*, Fig. 269). Der ganze Bau ihres Beckens und der Hinterfüsse hat schon diejenige eigenthümliche Form erreicht, welche wir bei den Monotremen, den niedersten Säugethieren, finden. Die Bildung des Schultergürtels und des Quadratbeines zeigt eine Annäherung an die Säuger, wie sie bei keiner anderen Reptilien-Gruppe zu finden ist. Auch die Zähne des Gebisses sind bereits in Schneidezähne, Eckzähne und Backzähne differenzirt.

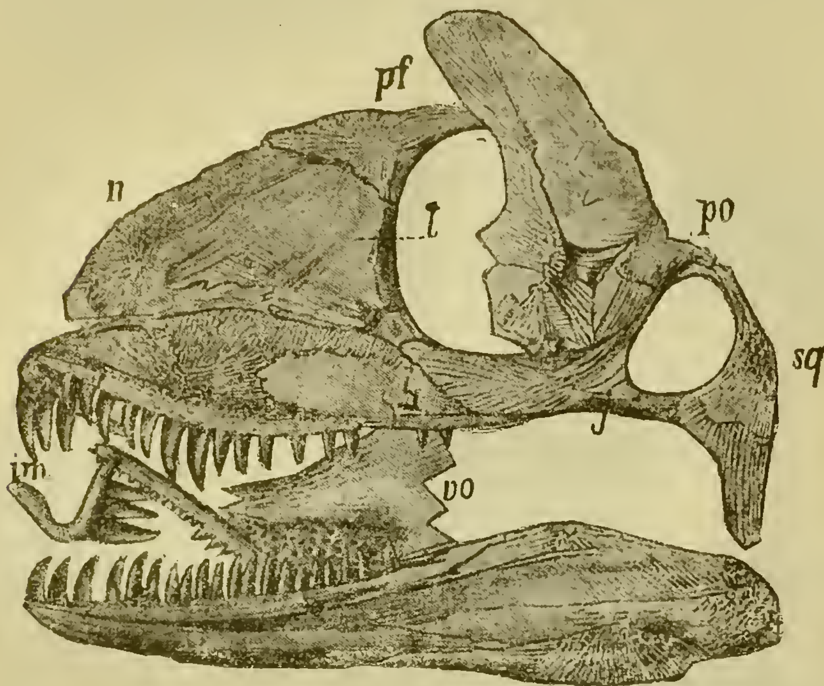


Fig. 268. Schädel einer permischen Brückenechse. (*Palaeohatteria longicaudata.*) Nach CREDNER. *n* Nasenbein. *pf* Stirnbein. *l* Thränenbein. *po* Postorbitalbein. *sq* Schuppenbein. *i* Jochbein. *vo* Pflugbein. *im* Zwischenkiefer.

Demnach war es gewiss keine „leere Phantasie", sondern eine ganz nüchterne und wohlbegründete phylogenetische Hypothese, wenn ich schon früher die Pelycosaurier als „Säugereptilien" oder *Theriosaurier* bezeichnete und sie als diejenigen Reptilien betrachtete, welche die Brücke von den Protamnioten (*Rhynchocephala*) zu den Ursäugethieren (*Promammalia*) schlagen. In der That dürfen wir diese phylogenetische Brücke schon jetzt als so sicher und wohlbegründet ansehen, dass wir die Fünfzehigen oder Pentanomen-Reihe unseres menschlichen Stammbaumes mit folgenden Stufen

beginnen können: 1. Panzerlurche (*Stegocephala*), 2. Proreptilien (*Rhynchocephala*), 3. Säugereptilien (*Pelycosauria*), 4. Ursäugethiere (*Promammalia*).

Unter den zoologischen Thatsachen, welche uns bei unseren Untersuchungen über den Stammbaum des Menschengeschlechtes als feste Stützpunkte dienen, ist jedenfalls eine der wichtigsten und fundamentalsten die Stellung des Menschen in der Klasse der Säugethiere (*Mammalia*). Wie verschieden auch im Einzelnen die Zoologen seit langer Zeit die Stellung des Menschen innerhalb dieser Klasse beurtheilen, und wie verschieden namentlich auch die Auffassung seiner Beziehungen zu der nächstverwandten Gruppe der

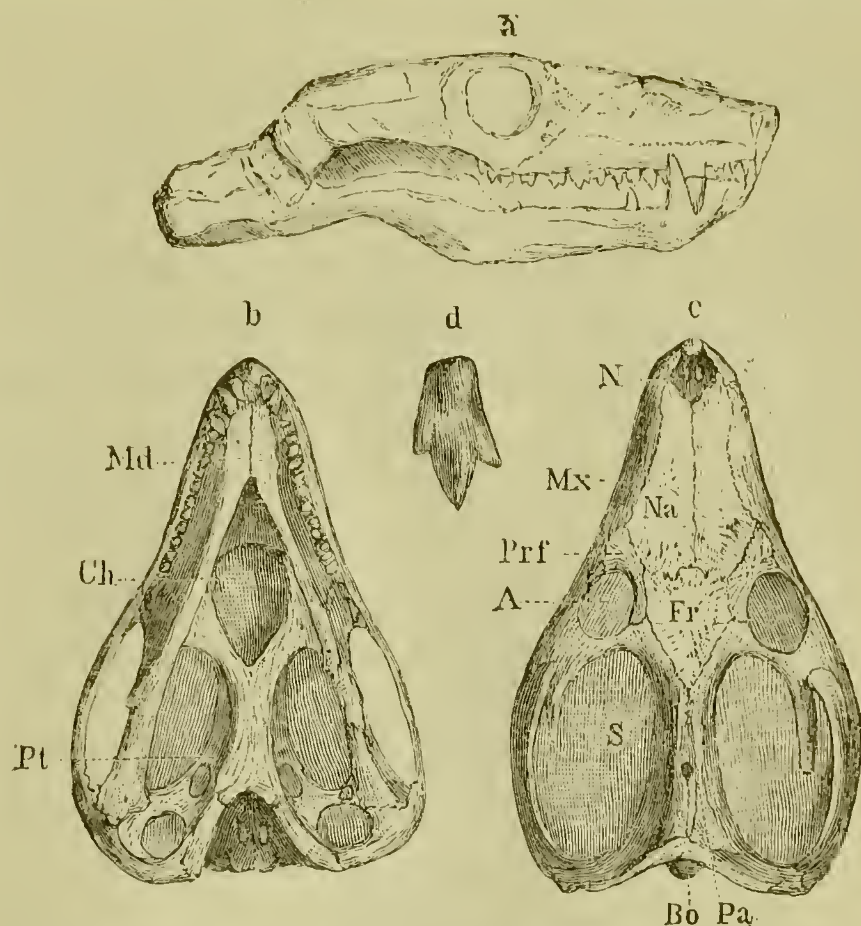


Fig. 269. Schädel eines Theromoren der Trias (*Galesaurus planiceps*) aus der Karroo-Formation von Süd-Afrika. Nach OWEN. *a* Schädel von der rechten Seite, *b* von unten, *c* von oben, *d* Backenzahn. *N* Nasenlöcher, *NA* Nasenbein, *Mx* Oberkiefer, *Prf* Praefrontale, *Fr* Stirnbein, *A* Augenhöhlen, *S* Schläfengrube, *Pa* Scheitelauge, *Bo* Hinterhauptsgelenk, *Pt* Flügelbein, *Md* Unterkiefer.

Affen erscheinen mag, so ist doch niemals ein Naturforscher darüber im Zweifel gewesen, dass der Mensch seiner ganzen körperlichen Organisation und Entwickelung nach ein echtes Säugethier sei. Wie Sie sich in jedem anatomischen Museum und in jedem Handbuche der vergleichenden Anatomie überzeugen können, besitzt der Körperbau des Menschen alle diejenigen Eigenthümlichkeiten, in denen alle Säugethiere übereinstimmen, und durch welche sie sich von allen übrigen Thieren bestimmt unterscheiden.

Wenn wir nun diese feststehende anatomische Thatsache im Lichte der Descendenz-Theorie phylogenetisch deuten, so ergiebt sich für uns daraus unmittelbar die Folgerung, dass der Mensch mit allen übrigen Säugethieren eines gemeinsamen Stammes ist und

von einer und derselben Wurzel mit ihnen abstammt. Die vielerlei Eigenthümlichkeiten, in denen sämmtliche Säugethiere übereinstimmen, und durch die sie sich vor allen anderen Thieren auszeichnen, sind aber der Art, dass gerade hier eine polyphyletische Hypothese ganz unzulässig erscheint. Unmöglich können wir uns vorstellen, dass die sämmtlichen lebenden und ausgestorbenen Säugethiere von mehreren verschiedenen und ursprünglich getrennten Wurzelformen abstammen. Vielmehr müssen wir, wenn wir überhaupt die Entwickelungs-Theorie anerkennen, die monophyletische Hypothese aufstellen, dass alle Säugethiere mit Inbegriff des Menschen von einer einzigen Säugethier-Stammform abzuleiten sind. Wir wollen diese längst ausgestorbene uralte Wurzelform und ihre nächsten (nur etwa als mehrfache Gattungen einer Familie verschiedenen) Descendenten als Ursäuger oder Stammsäuger (*Promammalia*) bezeichnen. Wie wir bereits gesehen haben, entwickelte sich diese Wurzelform aus dem uralten Proreptilien-Stamm in einer ganz anderen Richtung, als die Klasse der Vögel und trennte sich schon frühzeitig vom Hauptstamme der Reptilien. Die Unterschiede, welche die Säugethiere einerseits, die Reptilien und Vögel anderseits auszeichnen, sind so bedeutend und charakteristisch, dass wir mit voller Sicherheit eine solche einfache Gabelspaltung des Wirbelthier-Stammbaumes an seiner Spitze annehmen dürfen. Die Reptilien und Vögel, welche wir als Sauropsiden zusammenfassen, stimmen namentlich ganz überein in der charakteristischen Bildung des Schädels und des Gehirns, die von derjenigen der Säugethiere sich auffallend unterscheidet. Der Schädel ist bei den meisten Reptilien und allen Vögeln durch einen einfachen, bei den Säugethieren hingegen (wie bei den Amphibien) durch einen doppelten Gelenkhöcker (*Condylus*) des Hinterhauptes mit dem ersten Halswirbel (dem *Atlas*) verbunden. Bei den ersteren ist der Unterkiefer aus vielen Stücken zusammengesetzt und mit dem Schädel durch einen besonderen Kieferstiel (das Quadratbein) beweglich verbunden; bei den letzteren hingegen besteht der Unterkiefer nur aus einem Paar Knochenstücken, die unmittelbar an dem Schläfenbein eingelenkt sind. Ferner ist bei den Sauropsiden (Reptilien und Vögeln) die Haut mit Schuppen oder Federn, bei den Säugethieren mit Haaren bedeckt. Die rothen Blutzellen der ersteren besitzen einen Kern, die der letzteren dagegen nicht. Die Eier der ersteren sind sehr gross, mit einem mächtigen Nahrungsdotter ausgerüstet und aus ihrer scheibenartigen Furchung entsteht eine Scheiben-Gastrula; die Eier der letzteren sind meistens sehr

klein, ohne Nahrungsdotter, und aus ihrer ungleichmässigen Furchung geht eine Hauben-Gastrula her. Zwei ganz charakteristische Eigenschaften der Säugethiere endlich, durch welche sie sich sowohl von den Vögeln und Reptilien, wie von allen anderen Thieren unterscheiden, sind erstens der Besitz eines vollständigen Zwerchfelles und zweitens der Besitz der Milchdrüsen, welche die Ernährung des neugeborenen Jungen durch die Milch der Mutter vermitteln. Nur bei den Säugethieren bildet das Zwerchfell eine quere Scheidewand der Leibeshöhle, welche Brusthöhle und Bauchhöhle vollständig von einander trennt. (Vergl. Taf. V, Fig. 16 *z*.) Nur bei den Säugethieren säugt die Mutter ihr Junges mit ihrer Milch, und mit vollem Rechte trägt die ganze Klasse davon ihren Namen.

Aus diesen bedeutungsvollen Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie geht mit voller Sicherheit hervor, dass sämmtliche Säugethiere Glieder eines einzigen natürlichen Stammes sind, der sich schon sehr frühzeitig von der Reptilien-Wurzel abgezweigt hat. Aus diesen Thatsachen ergiebt sich ferner mit derselben unzweifelhaften Sicherheit, dass auch das Menschen-Geschlecht ein Zweig jenes Stammes ist. Denn alle die angeführten Eigenthümlichkeiten theilt der Mensch mit allen Säugethieren und unterscheidet sich dadurch von allen übrigen Thieren. Aus diesen Thatsachen ergeben sich uns endlich auch mit derselben Sicherheit diejenigen Fortschritte in der Wirbelthier-Organisation, durch welche sich ein Zweig der Theromoren in die Stammform der Säugethiere verwandelt hat. Als solche Fortschritte können wir vor allen hervorheben: 1) die charakteristische Umbildung des Schädels und des Gehirns; 2) die Bildung eines Haarkleides; 3) die vollständige Ausbildung des Zwerchfelles; und 4) die Bildung der Milchdrüsen und Anpassung an das Säugegeschäft. Hand in Hand damit traten andere wichtige Veränderungen der Organisation ein.

Der Zeitpunkt, in dem diese wichtigen Fortschritte stattfanden, und in dem somit der erste Grund zur Säugethier-Klasse gelegt wurde, lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit in den ersten Abschnitt des mesozoischen oder secundären Zeitalters setzen: in die Trias-Periode. Es sind nämlich die ältesten versteinerten Reste von Säugethieren, welche wir kennen, in sedimentären Gesteinschichten gefunden worden, die zu den jüngsten Ablagerungen der Trias-Periode, zum oberen Keuper gehören. In derselben Trias-Formation kommen auch zahlreiche Pelycosaurier vor. Allerdings ist es möglich, dass die Stammformen der Säugethiere schon früher

(vielleicht schon zu Ende der paläozoischen Zeit, in der permischen Periode) aus Theromoren sich entwickelten. Allein versteinerte Reste derselben sind uns aus jener Zeit noch nicht bekannt. Auch während des ganzen mesozoischen Zeitalters, während der ganzen Trias-, Jura- und Kreide-Periode, bleiben die fossilen Säugethier-Reste noch spärlich und deuten auf eine geringe Entwickelung der ganzen Klasse. Während dieses Zeitalters spielen vielmehr die Reptilien die Hauptrolle, und die Mammalien treten ganz dagegen zurück. Leider beschränkt sich unsere Kenntniss der mesozoischen Säuger fast ausschliesslich auf Unterkiefer; von dem übrigen Skelet derselben haben sich nur hie und da unbedeutende Spuren erhalten. Eine der ältesten Formen ist die Gattung *Dromatherium*, aus der Trias von Nord-Amerika (Fig. 270). Ihr Gebiss erinnert noch auffallend an dasjenige der Pelycosaurier. Wir dürfen daher vermuthen, dass dieses kleine, wahrscheinlich insectenfressende Säugethier zur Stammgruppe der Ursäuger (*Promammalia*) gehörte. Zu derselben Gruppe gehört nach Bardeleben auch eine merkwürdige mesozoische Uebergangsform, deren Gliedmaassen Seeley unter dem Namen *Theriodesmus phylarchus* beschrieben hat. Die Mehrzahl der alten Säugethier-Reste, die in mezoischen Formationen (besonders im Jura) vorkommen, wird auf Beutelthiere bezogen. Hingegen finden wir unter denselben noch keine sicheren Spuren

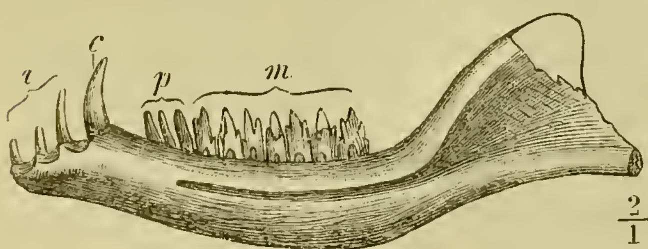


Fig. 270. **Unterkiefer eines Ursäugethieres oder Promammale** (*Dromatherium silvestre*) aus der Trias von Nord-Amerika. *i* Schneidezähne. *c* Eckzahn. *p* Lückenzähne. *m* Backenzähne. Nach Döderlein.

von der dritten und höchst entwickelten Abtheilung der Säuger, von den Placentalthieren. Die letzteren, zu denen auch der Mensch gehört, sind viel jünger, und wir finden ihre fossilen Reste erst später, sicher erst in dem darauf folgenden cänozoischen Zeitalter, in der Tertiär-Zeit. Diese paläontologische Thatsache ist desshalb sehr bedeutungsvoll, weil sie ganz zu derjenigen Entwickelungsfolge der Mammalien-Ordnungen stimmt, welche aus ihrer vergleichenden Anatomie und Ontogenie unzweifelhaft hervorgeht.

Die letztere lehrt uns, dass die ganze Säugethier-Klasse in drei Hauptgruppen oder Unterklassen zerfällt, welche drei auf einander folgenden phylogenetischen Entwickelungsstufen derselben entsprechen. Diese drei Stufen, welche demgemäss auch drei wichtige Ahnen-Stufen unseres menschlichen Stammbaumes darstellen,

hat zuerst im Jahre 1816 der ausgezeichnete französische Zoologe Blainville unterschieden und nach der Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane als *Ornithodelphien, Didelphien* und *Monodelphien* bezeichnet. (*Delphys* ist der griechische Ausdruck für *Uterus*, Gebärmutter oder Fruchtbehälter.) Huxley hat dieselben später als *Prototheria, Metatheria* und *Epitheria* unterschieden. Aber nicht allein in der verschiedenen Bildung der Geschlechtsorgane, sondern auch in vielen anderen Beziehungen weichen jene drei Unterklassen dergestalt von einander ab, dass wir mit Sicherheit den wichtigen phylogenetischen Satz aufstellen können: Die Monodelphien oder Placentalthiere stammen von den Didelphien oder Beutelthieren ab; und diese letzteren sind wiederum spätere Abkömmlinge der Gabelthiere oder Ornithodelphien.

Demnach hätten wir zunächst als die neunzehnte Ahnenstufe unseres menschlichen Stammbaumes die älteste und niederste Hauptgruppe der Säugethiere zu betrachten: die Unterklasse der Gabelthiere oder Kloakenthiere (*Monotrema*, Ornithodelphia oder *Prototheria*, Fig. 271, 272). Ihren Namen hat dieselbe von der „Kloake“ erhalten, welche sie noch mit sämmtlichen niederen Wirbelthieren theilt. Diese sogenannte „Kloake“ ist die gemeinsame Ausführungshöhle für die Excremente, für den Harn und für die Geschlechtsproducte. Die Harnleiter und die Geschlechtscanäle münden hier noch in den hintersten Theil des Darmes ein, während sie bei allen übrigen Säugethieren vom Mastdarm und After vollständig getrennt sind und eine besondere „Harn-Geschlechts-Oeffnung“ besitzen (*Porus urogenitalis*). Auch die Harnblase mündet bei den Monotremen noch in die Kloake, und zwar getrennt von den beiden Harnleitern; bei allen anderen Mammalien münden letztere direct in die Harnblase. Durch Haacke und Caldwell wurde 1884 die wichtige Thatsache festgestellt, dass die Gabelthiere grosse Eier, gleich den Reptilien, legen, während alle übrigen Säugethiere lebendige Junge gebären. Eigenthümlich ist ferner bei den Monotremen die Bildung der *Mamma* oder der Milchdrüse, mittelst welcher alle Säugethiere ihre neugeborenen Jungen längere Zeit hindurch säugen. Die Milchdrüse hat hier nämlich noch keine Milchzitze oder Brustwarze, an welcher das junge Thier saugen könnte, sondern es ist nur eine besondere, siebförmig durchlöcherte Stelle der Haut vorhanden, aus der die Milch hervortritt und von welcher das junge Kloakenthier dieselbe ablecken muss. Man hat sie desshalb auch wohl Zitzenlose (*Amasta*) genannt. Ferner steht das Gehirn der Gabelthiere noch auf einer sehr tiefen Stufe der Ausbildung.

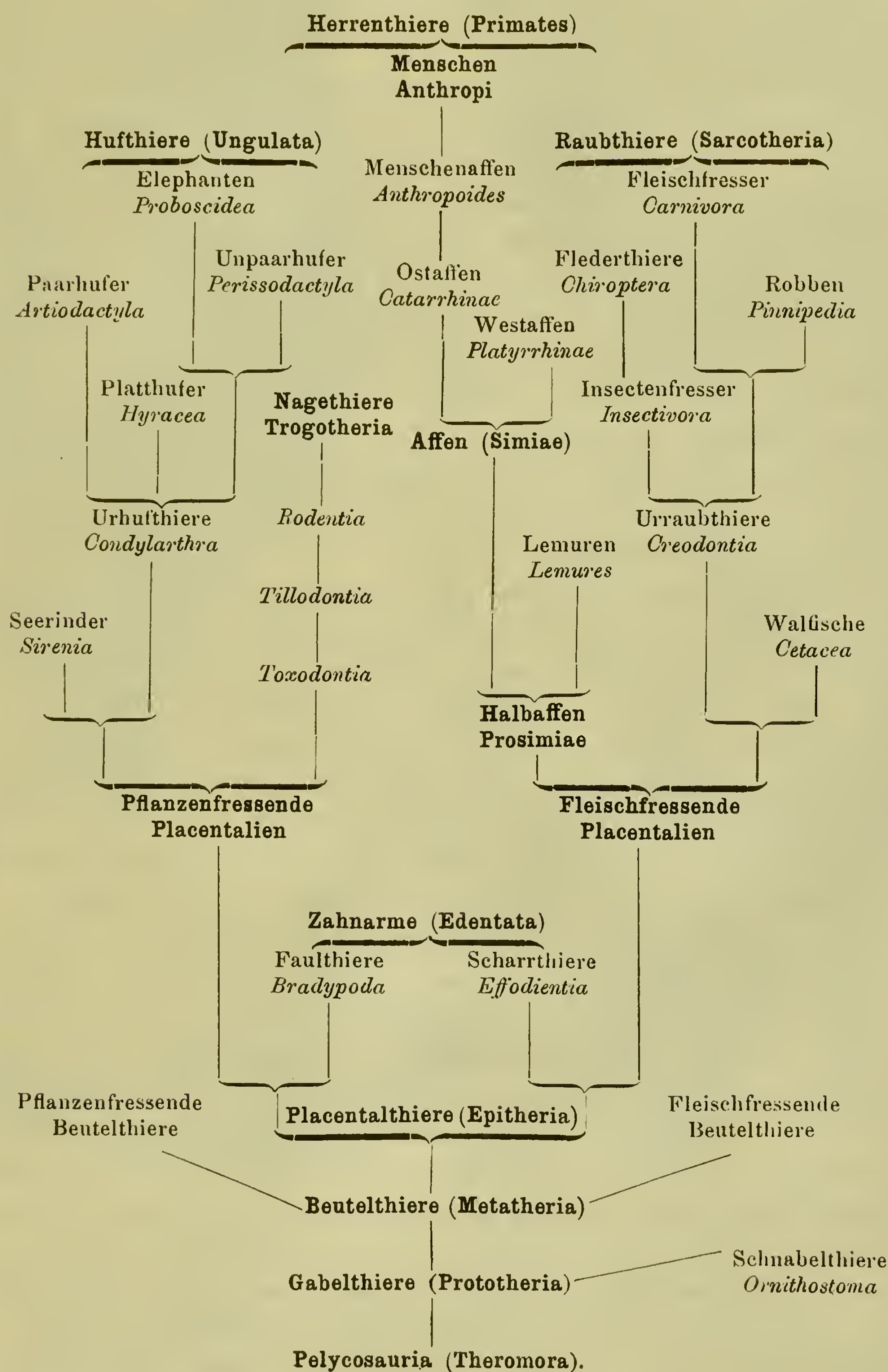
Achtundzwanzigste Tabelle.

Uebersicht über das phylogenetische System der Säugethiere.

Unterklassen der Mammalien	Legionen der Säugethiere	Ordnungen der Säugethiere	Systematischer Ordnungs-Name
I. Subklasse: **Monotrema** (Ornithodelphia).	I. Gabelthiere **Prototheria**	1. Ursäuger	*Promammalia*
		2. Schnabelthiere	*Ornithostoma*
II. Subklasse **Marsupialia** (Didelphia)	II. Beutelthiere **Metatheria**	3. Aeltere Beutelthiere	*Polyprotodontia* (Generalista)
		4. Jüngere Beutelthiere	*Diprotodontia* (Specialista)
III. Subklasse: Placental-Thiere **Placentalia** (Monodelphia) oder **Epitheria.** (III—V: Niedere Placentalien, meist ohne Decidua). VI—VIII: Höhere Placentalien, meist mit Decidua.)	III. Zahnarme **Edentata**	5. Scharrthiere	*Effodientia*
		6. Faulthiere	*Bradypoda*
	IV. Walthiere **Cetomorpha**	7. Walfische	*Cetacea*
		8. Seerinder	*Sirenia*
	V. Hufthiere **Ungulata**	9. Urhufthiere	*Condylarthra*
		10. Unpaarhufer	*Perissodactyla*
		11. Paarhufer	*Artiodactyla*
		12. Rüsselhufer	*Proboscidea*
		13. Platthufer	*Hyracea*
	VI. Nagethiere **Trogotheria**	14. Hufnager	*Tillodontia*
		15. Pfeilnager	*Toxodontia*
		16. Schneidenager	*Rodentia*
	VII. Raubthiere **Sarcotheria**	17. Urraubthiere	*Creodontia*
		18. Insectenfresser	*Insectivora*
		19. Fleischfresser	*Carnivora*
		20. Robben	*Pinnipedia*
	VIII. Herrenthiere **Primates**	21. Flederthiere	*Chiroptera*
		22. Halbaffen	*Prosimiae*
		23. Affen	*Simiae*
		24. Menschen	*Anthropi*

Neunundzwanzigste Tabelle.

Stammbaum der Säugethiere.



Es ist schwächer, als dasjenige aller anderen Säugethiere. Namentlich ist das Vorderhirn oder Grosshirn hier noch so klein, dass es das Hinterhirn oder Kleinhirn von oben her gar nicht bedeckt. Am Skelet (Fig. 272) ist neben anderen Theilen besonders die Bildung des Schultergürtels merkwürdig, die ganz von derjenigen der übrigen Säugethiere abweicht und vielmehr mit derjenigen der Reptilien und Amphibien übereinstimmt. Gleich den letzteren besitzen nämlich die Monotremen ein sehr stark entwickeltes „Rabenbein" (*Coracoideum*), einen starken Knochen, der das Schulterblatt mit dem Brustbeine verbindet. Bei allen übrigen Säugern ist das Rabenbein (wie beim Menschen) verkümmert, mit dem Schulterblatt verwachsen, und erscheint nur als ein unbedeutender Fortsatz des letzteren. Aus diesen und noch vielen anderen, weniger auffallenden Eigenthümlichkeiten geht mit Sicherheit hervor, dass die Gabelthiere unter den Säugethieren die tiefste Stufe einnehmen und eine unmittelbare Zwischenform zwischen den Pelycosauriern und den übrigen Mammalien darstellen. Alle jene merkwürdigen Reptilien-Charaktere wird auch noch die Stammform der ganzen Säugethier-Klasse, das Promammale der Trias-Zeit, besessen und von den Theromoren geerbt haben.

Während der Trias- und Jura-Periode wird die Unterklasse der Monotremen durch viele und mannichfaltig gestaltete Stammsäuger vertreten gewesen sein. Heutzutage leben von derselben nur noch zwei letzte, vereinzelte Ueberbleibsel, die wir in der Familie der Schnabelthiere (*Ornithostoma*) zusammenfassen. Beide Schnabelthiere sind auf Neuholland und die nahe gelegene Insel Vandiemens-Land (oder Tasmanien) beschränkt; beide werden alljährlich seltener und werden bald, gleich ihren sämmtlichen Blutsverwandten, zu den ausgestorbenen Thieren unseres Erdballs gehören. Die eine Form lebt schwimmend in Flüssen und baut sich unterirdische Wohnungen am Ufer derselben; das ist das bekannte Wasser-Schnabelthier (*Ornithorhynchus paradoxus*), mit Schwimmhäuten an den Füssen, einem dichten, weichen Pelz und breiten, platten Kiefern, die einem Entenschnabel sehr ähnlich sehen (Fig. 271, 272). Die andere Form, das Land-Schnabelthier (*Echidna hystrix*), hat in der Lebensweise und in der charakteristischen Bildung des dünnen Rüssels und der sehr langen Zunge viel Aehnlichkeit mit den Ameisenfressern; sie ist mit Stacheln bedeckt und kann sich zusammenkugeln, wie ein Igel. Beide noch heute lebenden Schnabelthiere besitzen keine wahren knöchernen Zähne und gleichen darin den Zahnlosen (*Edentata*). Dieser Zahnmangel ist

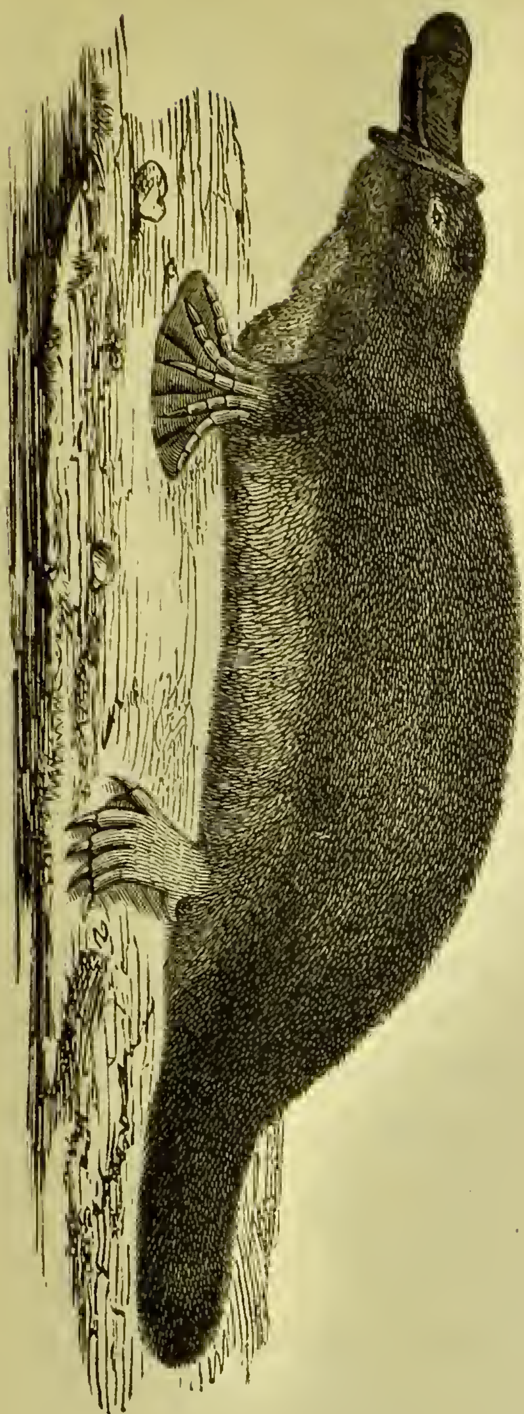
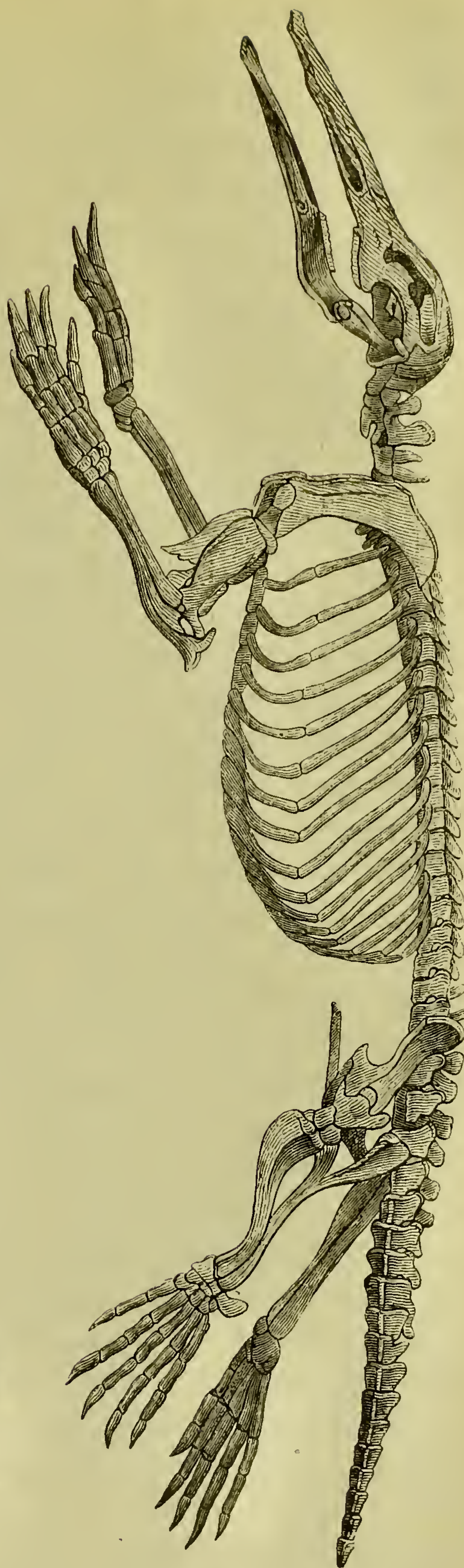


Fig. 271.



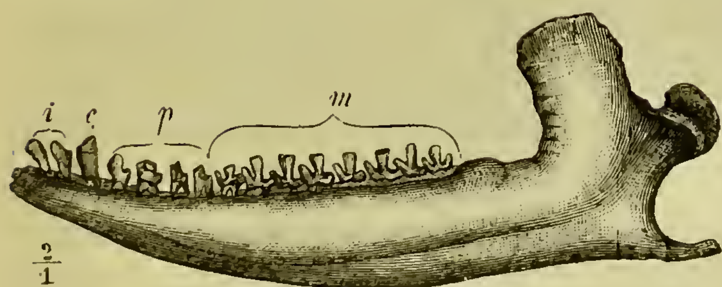


Fig. 273.

Fig. 272

Fig. 271. **Das Wasser-Schnabelthier** (*Ornithorhynchus paradoxus*).
Fig. 272. **Skelet des Wasser-Schnabelthieres.**
Fig. 273. **Unterkiefer eines Promammale** (*Dryolestes priscus*) aus dem Jura der Felsengebirge, nach Marsh.

gleich anderen Eigenthümlichkeiten der Ornithostomen als ein spät erworbener Anpassungs-Charakter zu betrachten. Hingegen sind diejenigen ausgestorbenen Monotremen, welche die Stammformen der ganzen Säugethier-Klasse enthielten, die Stammsäuger (*Promammalia*), mit einem entwickelten, von den Reptilien ererbten Gebiss versehen gewesen (Fig. 270, 273). Neuerdings sind auch bei jungen Schnabelthieren unter den hinfälligen Hornplatten der Kiefer Rudimente von echten Backzähnen entdeckt worden. Dieselben besitzen ähnliche Gestalt, wie diejenigen der *Multituberculata*, kleine Backenzähne, welche in den obersten Schichten des Keupers in Würtemberg und in England gefunden worden sind (*Microlestes antiquus*). Andere, mehr specialisirte Zähne solcher Promammalien finden sich fossil in Jura und Kreide (*Bolodon, Plagiaulax*).

Als zwei verschiedene und weit divergirende Descendenz-Linien dieser Ursäuger oder Promammalien sind einerseits die heute noch lebenden Schnabelthiere, anderseits die Stammformen der Beutelthiere (*Marsupialia* oder *Didelphia*) zu betrachten. Diese zweite Unterklasse der Säugethiere ist von hohem Interesse, als eine vollkommene Zwischenstufe zwischen den beiden anderen. Während die Beutelthiere einerseits noch einen grossen Theil von den Eigenthümlichkeiten der Monotremen beibehalten, haben sie anderseits schon wichtige Merkmale der Placentalthiere erworben. Einzelne Charaktere sind auch den Marsupialien allein eigenthümlich, so namentlich die Bildung der männlichen und weiblichen Geschlechts-Organe und die Form des Unterkiefers. Die Beutelthiere zeichnen sich nämlich durch einen eigenthümlichen hakenförmigen Knochen-Fortsatz aus, welcher vom Winkel des Unterkiefers eingebogen nach innen vorspringt. Da weder die Monotremen, noch die Placentalien diesen Fortsatz besitzen, so ist man im Stande, an dieser Bildung allein das Beutelthier als solches mit Wahrscheinlichkeit zu erkennen. Nun sind fast alle Säugethier-Versteinerungen, welche wir aus der Jura- und Kreide-Formation kennen, bloss Unterkiefer. Von zahlreichen mesozoischen Säugethieren, von deren einziger Existenz wir sonst gar Nichts wissen würden, giebt uns allein ihr fossiler Unterkiefer Kunde, während von ihrem ganzen übrigen Körper kein einziges Stück conservirt ist. Nach der gewöhnlichen Logik, welche die „exacten" Gegner der Descendenz-Theorie in der Paläontologie anwenden, müsste man hieraus schliessen, dass jene Säugethiere weiter gar keinen Knochen als den Unterkiefer besassen. Indessen erklärt sich dieser auffallende Umstand im Grunde ganz einfach. Da nämlich der Unterkiefer

der Säugethiere ein massiver Knochen von besonderer Festigkeit, aber nur sehr locker mit dem Schädel verbunden ist, so löst er sich bei dem auf dem Flusse treibenden Leichnam leicht ab, fällt auf den Boden des Flusses und wird in dessen Schlamm conservirt. Der übrige Cadaver treibt weiter und wird allmählich zerstört. Nun besitzen die meisten Unterkiefer von Säugethieren, welche wir in den Jura-Schiefern von Stonesfield und Purbeck in England finden, jenen eigenthümlichen Haken-Fortsatz, durch welchen sich der Unterkiefer der Beutelthiere auszeichnet. Mithin dürfen wir aus dieser paläontologischen Thatsache schliessen, dass sie Marsupialien angehört haben. Placentalthiere scheinen während des mesolithischen Zeitraums noch gar nicht, oder erst gegen Ende desselben existirt zu haben. Wenigstens kennen wir mit Sicherheit noch keine fossilen Reste von Epitherien aus diesem Zeitraume.

Die heute noch lebenden Beutelthiere, von denen die pflanzenfressenden Känguruhs und die fleischfressenden Beutelratten (Fig. 274) die bekanntesten sind, zeigen in ihrer Organisation, Körperform und Grösse sehr beträchtliche Verschiedenheiten und entsprechen in vielen Beziehungen den einzelnen Ordnungen der Placentalthiere. Die grosse Mehrzahl derselben lebt in Australien, auf Neuholland und auf einem kleinen Theile der australischen und ostmalayschen Inselwelt; einige wenige Arten finden sich auch in Amerika. Hingegen lebt gegenwärtig kein einziges Beutelthier mehr auf dem Festlande von Asien, in Afrika und in Europa. Ganz anders war dies Verhältniss während der mesolithischen und auch noch während der älteren cänolithischen Zeit. Denn die neptunischen Ablagerungen dieser Perioden enthalten zahlreiche, verschiedenartige und zum Theil colossale Reste von Beutelthieren in den verschiedensten Theilen der Erde, auch in Europa. Daraus dürfen wir schliessen, dass die heute lebenden Marsupialien nur einen letzten Rest von einer früher viel entwickelteren Gruppe darstellen, die über die ganze Erdoberfläche verbreitet war. Während der Tertiär-Zeit unterlag dieselbe im Kampfe um's Dasein den mächtigeren Placentalthieren, und die überlebenden Reste wurden von letzteren allmählich auf ihren jetzigen beschränkten Verbreitungsbezirk zurückgedrängt.

Aus der vergleichenden Anatomie der heute noch lebenden Beutelthiere können wir sehr interessante Schlüsse auf ihre phylogenetische Mittelstellung zwischen Kloakenthieren und Placentalthieren ziehen. Die mangelhafte Ausbildung des Gehirns (besonders des grossen Gehirns), den Besitz von Beutelknochen (*Ossa*

marsupialia), sowie die einfache Bildung der Allantois (die noch keine Placenta entwickelt!) haben die Beutelthiere nebst manchen anderen Eigenthümlichkeiten von den Monotremen geerbt und conservirt. Hingegen haben sie das selbstständige Rabenbein (*Os coracoideum*) am Schultergürtel verloren. Ein wichtiger Fortschritt



Fig. 274. Die krebsfressende Beutelratte (*Philander cancrivorus*) Das Weibchen trägt zwei Junge im Beutel. Nach BREHM.

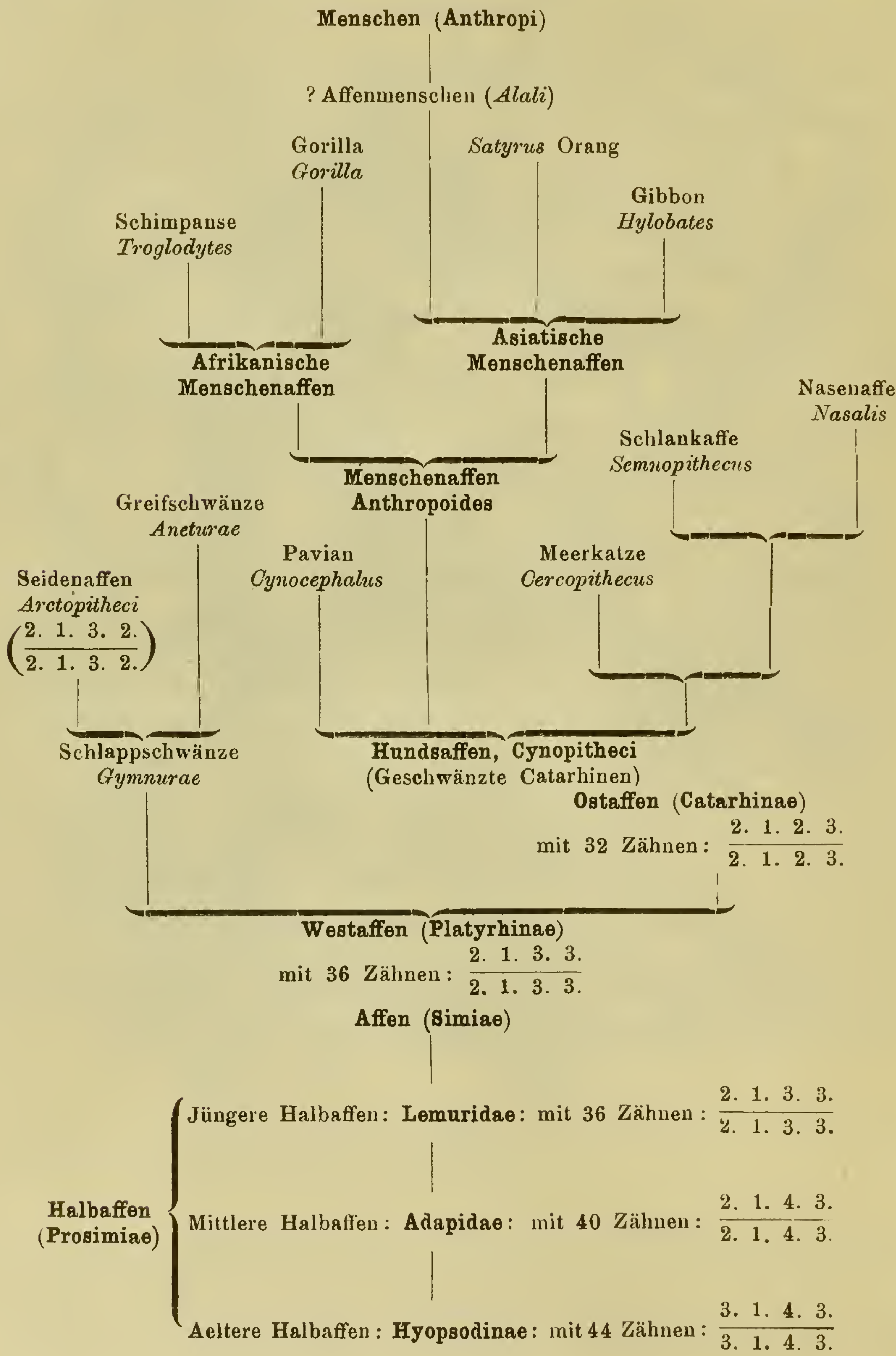
aber besteht namentlich darin, dass die Kloakenbildung aufhört; die Mastdarmhöhle mit der Afteröffnung wird durch eine Scheidewand von der Harn- und Geschlechts-Oeffnung (vom *Sinus urogenitalis*) getrennt. Ferner entwickeln alle Beutelthiere besondere

Zitzen an den Milchdrüsen, und an diesen Saugwarzen saugt sich das neugeborene Junge fest an. Die Zitzen ragen in den Hohlraum einer Tasche oder eines Beutels an der Bauchseite der Mutter hinein, welcher durch ein paar Beutelknochen gestützt wird. Die Jungen werden in sehr unvollkommenem Zustande geboren und von der Mutter in ihrem Beutel längere Zeit umhergetragen, bis sie fertig ausgebildet sind (Fig. 274). Bei dem grossen Riesen-Känguruh, welches mannshoch wird, entwickelt sich der Embryo nur einen Monat lang im Uterus, wird dann in höchst unvollkommener Form geboren und erreicht seine ganze weitere Ausbildung im Beutel der Mutter, wo er gegen neun Monate an der Zitze der Milchdrüse angesaugt hängen bleibt.

Aus allen diesen und anderen Eigenthümlichkeiten (insbesondere auch aus der eigenthümlichen Bildung der inneren und äusseren Geschlechts-Organe beim Männchen und Weibchen) geht klar hervor, dass wir die ganze Unterklasse der Beutelthiere als eine einheitliche Stammgruppe auffassen müssen, die sich aus der Promammalien-Gruppe hervorgebildet hat. Aus einem Zweige dieser Marsupialien (vielleicht aus mehreren) sind später die Stammformen der höheren Säugethiere, der Placentalthiere, hervorgegangen. Unter den verschiedenen Formen der Beutelthiere, welche heute noch leben, und welche sich durch Anpassung an sehr verschiedene Lebensbedingungen mannichfaltig entwickelt haben, scheint die Familie der Beutelratten oder Handbeutler (*Didelphida* oder *Pedimaua*) die phylogenetisch älteste zu sein und der gemeinsamen Stammform der ganzen Unterklasse am nächsten zu stehen. Dazu gehört die krebsfressende Beutelratte aus Brasilien (Fig. 274) und das Opossum aus Virginien, über dessen Keimesgeschichte wir Selenka eine höchst werthvolle Arbeit verdanken (vergl. oben Fig. 60—64, S. 207, und Fig. 125—128, S. 300.) Diese Didelphiden leben gleich den Affen kletternd auf Bäumen und umfassen gleich diesen die Zweige mit dem handförmigen Hinterfusse; sie vermitteln bereits den Anschluss an die Halbaffen.

Dreissigste Tabelle.

Stammbaum der Herrenthiere (Primates).



Dreiundzwanzigster Vortrag.

Unsere Affen-Ahnen.

„Ein Jahrhundert anatomischer Untersuchung bringt uns zu der Folgerung Linné's, des grossen Gesetzgebers der systematischen Zoologie, zurück, dass der Mensch ein Glied derselben Ordnung ist, wie die Affen und Lemuren. Es bietet wohl kaum eine Säugethierordnung eine so ausserordentliche Reihe von Abstufungen dar, wie diese; sie führt uns unmerklich von der Krone und Spitze der thierischen Schöpfung zu Geschöpfen herab, von denen scheinbar nur ein Schritt zu den niedrigsten, kleinsten und wenigst intelligenten Formen der placentalen Säugethiere ist. Es ist, als ob die Natur die Anmaassung des Menschen selbst vorausgesehen hätte, als wenn sie mit altrömischer Strenge dafür gesorgt hätte, dass sein Verstand durch seine eigenen Triumphe die Sclaven in den Vordergrund stelle, den Eroberer daran mahnend, dass er nur Staub ist."

Thomas Huxley (1863).

Stammeseinheit der Placentalien. Bildung und Bedeutung der Placenta und Decidua. Ahnen-Reihe der Primaten. Halbaffen (Lemuren). Westaffen (Platyrrhinen). Ostaffen (Catarrhinen). Menschenaffen (Anthropoiden).

Inhalt des dreiundzwanzigsten Vortrages.

Organisation und Stammeseinheit der Placentalthiere. Bedeutung der Placenta oder des Gefässkuchens. Ihre Entstehung aus der Allantois. Mutterkuchen und Fruchtkuchen (Uterine und fötale Placenta). Bildung der Decidua oder Hinfallhaut. Verschiedene Formen der Placenta und ihre systematische Bedeutung. Indeciduen und Deciduaten. Malloplacenta, Cotyloplacenta, Zonoplacenta, Discoplacenta. Die Scheiben-Placenta der Discoplacentalien. Halbaffen oder Lemuren. Hyopsodinen und Adapiden. Abstammung des Menschen vom Affen. Huxley'sches Gesetz: Die Unterschiede in der Körperbildung des Menschen und der Menschen-Affen sind geringer als diejenigen zwischen den Menschen-Affen und den übrigen Affen. Die besondere Bildung der Placenta und ihres Bauchstiels beim Menschen findet sich ausserdem nur bei den Menschen-Affen. Zweihänder und Vierhänder. Westaffen (Platyrrhinen) und Ostaffen (Catarrhinen). Gebiss der Affen. Schwanzaffen und Menschenaffen. Sprachlose Urmenschen.

Litteratur.

Thomas Huxley, 1863. *Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur.*

Carl Vogt, 1863. *Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde.*

Ernst Haeckel, 1866. *Die Anthropologie als Theil der Zoologie. VII. Buch der Generellen Morphologie. Der Stammbaum des Menschen. Ebenda S. CLI—CLX.*

Charles Darwin, 1871. *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.*

Friedrich Müller, 1873. *Allgemeine Ethnographie* (*III. Aufl.* 1879).

William Turner, 1878. *On the placentation of the Apes with a comparison with that of the Human Female. Phil Trans., Vol.* 169.

Robert Hartmann, 1883. *Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zum menschlichen.*

Edward Cope, 1884. *The Vertebrata of the tertiary formations of the West.*

Ernst Krause (*Carus Sterne*), 1888. *Die Krone der Schöpfung. Vierzehn Essays über die Stelluug des Menschen in der Natur.*

Paul Topinard, 1888. *Anthropologie. Uebersetzt von* **Richard Neuhauss**.

Robert Wiedersheim, 1888. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit.*

Emil Selenka, 1890. *Zur Entwickelung der Affen.* (*Berlin. Akad. Sitzungsber.* 48.) *Zur Entstehung der Placenta des Menschen.* (*Biol. Centralbl.*, X, 24.)

Alfred Brehm, 1890. *Die Säugethiere. I. Band von Brehms Thierleben. Neu bearbeitet von* **Pechuel-Loesche** *und* **Wilhelm Haacke**.

XXIII.

Meine Herren!

Die lange Reihe von verschiedenen Thierformen, die wir als Vorfahren unseres Geschlechtes zu betrachten haben, ist im Laufe unserer phylogenetischen Untersuchung auf immer engere Kreise eingeschränkt worden. Wie die grosse Mehrzahl aller bekannten Thierformen nicht in die Descendenz-Linie unserer Ahnen gehört, so kann auch innerhalb des Wirbelthier-Stammes nur eine geringe Zahl dazu gerechnet werden. Auch in der höchstentwickelten Klasse dieses Stammes, unter den Säugethieren, sind nur einzelne Familien als Angehörige unserer directen Stamm-Linie zu betrachten. Die wichtigsten von diesen sind die Affen und ihre Vorläufer, die Halbaffen und die älteren affenartigen Placentalthiere.

Sämmtliche Placentalthiere oder Epitherien unterscheiden sich von den vorher betrachteten beiden niederen Abtheilungen der Säugethiere, von den Monotremen und Marsupialien, durch eine Anzahl von hervorragenden Eigenthümlichkeiten. Alle diese Charaktere besitzt auch der Mensch, und das ist eine Thatsache von der grössten Bedeutung. Denn wir können auf Grund der genauesten vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen den unwiderleglichen Satz aufstellen: „Der Mensch ist in jeder Beziehung ein echtes Placentalthier"; er besitzt alle die Eigenthümlichkeiten im Körperbau und in der Entwickelung, durch welche sich die Placentalien sowohl vor den beiden niederen Abtheilungen der Säugethiere als auch zugleich vor allen übrigen Thieren auszeichnen. Unter diesen charakteristischen Eigenthümlichkeiten ist besonders die höhere Entwickelung des Gehirns, des Seelen-Organs hervorzuheben. Namentlich entwickelt sich das Vorderhirn oder das Grosshirn bei ihnen bedeutend höher als bei den niederen Thieren. Der Hirnbalken oder Schwielenkörper des Grosshirns (*Corpus callosum*), welcher als breite Querbrücke die beiden Halbkugeln des grossen Gehirns mit einander verbindet, kommt allein bei den Pla-

centalien zu vollständiger Entwickelung; bei den Marsupialien und Monotremen existirt er nur in sehr unbedeutender Anlage. Freilich schliessen sich die niedersten Placentalthiere in der Gehirnbildung noch sehr eng an die Beutelthiere an; aber innerhalb der Placentalien-Gruppe können wir eine ununterbrochene Reihe von stetig fortschreitenden Bildungsstufen des Gehirns verfolgen, die ganz allmählich von jener niederen Stufe bis zu dem höchstentwickelten Seelen-Organ der Affen und des Menschen sich erheben. (Vergl. den XXIV. Vortrag.) Die Menschen-Seele ist in der That nur eine höher entwickelte Affen-Seele.

Die Milchdrüsen der Placentalien sind gleich jenen der Marsupialien mit entwickelten Zitzen versehen; niemals aber finden wir bei den ersteren den Beutel, in welchem bei den letzteren das unreife Junge getragen und gesäugt wird. Ebenso fehlen den Placentalthieren die Beutelknochen (*Ossa marsupialia*), jene in der Bauchwand versteckten und auf dem vorderen Beckenrand aufsitzenden Knochen, welche die Beutelthiere mit den Monotremen theilen, und welche aus theilweiser Verknöcherung der Sehnen des inneren schiefen Bauchmuskels hervorgehen. Nur bei einzelnen Raubthieren finden sich noch unbedeutende Ueberreste derselben. Ganz allgemein fehlt den Placentalien auch der hakenförmige Fortsatz des Unterkiefer-Winkels, der die Marsupialien auszeichnet.

Diejenige Eigenthümlichkeit jedoch, welche die Placentalien vor allen anderen charakterisirt, und nach welcher man auch mit Recht die ganze Unterklasse benannt hat, ist die Ausbildung der Placenta, des Blutgefäss-Kuchens oder Aderkuchens. Sie erinnern sich, dass wir schon früher gelegentlich von diesem Organe gesprochen haben, als wir die Entwickelung der Allantois beim menschlichen Embryo verfolgten (S. 367). Der Harnsack oder die Allantois, jene eigenthümliche Blase, welche aus dem hinteren Theile des Darmcanals hervorwächst, besitzt im Wesentlichen denselben Bau und dieselbe Bedeutung beim menschlichen Embryo wie beim Keime aller anderen Amnioten (vergl. Fig. 182—185). Die dünne Wand dieses Sackes besteht aus denselben beiden Blättern oder Häuten, aus welchen die Wand des Darmes selbst besteht: nämlich innen aus dem Darmdrüsenblatte und aussen aus dem Darmfaserblatte. Die Höhle des Harnsackes ist mit Flüssigkeit gefüllt, dem „Urharn". Im Darmfaserblatte der Allantois verlaufen mächtige Blutgefässe, welche die Ernährung und besonders die Athmung des Embryo vermitteln: die Nabelgefässe oder Umbilical-Gefässe (S. 382). Bei allen Reptilien und Vögeln entwickelt sich die Allan-

tois zu einem gewaltigen Sack, der den Embryo sammt dem Amnion einschliesst und mit der äusseren Eihaut (dem Chorion) nicht verwächst. Auch bei den eierlegenden Monotremen und Beutelthieren verhält sich die Allantois ähnlich. Nur allein bei der Abtheilung der Placentalthiere entwickelt sich dieselbe zu derjenigen höchst eigenthümlichen und merkwürdigen Bildung, welche man eben *Placenta*, Aderkuchen oder Gefässkuchen nennt.

Das Wesen dieser Placentalbildung besteht darin, dass die Aeste der Blutgefässe, welche in der Wand der Allantois verlaufen, in die exodermalen Zotten des Chorion hineinwachsen, welche in entsprechende Vertiefungen der mütterlichen Uterus-Schleimhaut eingreifen. Diese letztere ist ebenfalls reichlich von Blutgefässen durchzogen, welche das ernährende Blut der Mutter zum Keime hinleiten. Da nun die Scheidewand zwischen diesen mütterlichen Blutgefässen und jenen kindlichen Gefässen in den Chorion-Zotten bald in hohem Grade verdünnt wird, so entwickelt sich zwischen den beiderlei Gefässen ein unmittelbarer Stoffaustausch, der für die Ernährung des jungen Säugethieres von der grössten Bedeutung ist. Allerdings gehen die mütterlichen Blutgefässe nicht geradezu (durch Anastomose) in die kindlichen Blutgefässe der Chorion-Zotten über, so dass etwa beide Blut-Arten sich einfach vermischten. Aber die Zwischenwand zwischen beiderlei Gefässen wird so sehr verdünnt, dass der Nahrungssaft leicht durch sie hindurchschwitzt. Mittelst dieser Transsudation oder Diosmose findet der Austausch der wichtigsten Nahrungsstoffe ohne alle Schwierigkeiten statt. Je grösser bei den Placentalthieren der Embryo wird, je längere Zeit derselbe hier im mütterlichen Fruchtbehälter verweilt, desto mehr wird es nothwendig, besondere Organisations-Einrichtungen für den massenhaften Nahrungsverbrauch desselben zu treffen. In dieser Beziehung besteht ein sehr auffallender Gegensatz zwischen den niederen und den höheren Säugethieren. Bei den Beutelthieren, wo der Keim verhältnissmässig kurze Zeit im Fruchtbehälter verweilt, und in sehr unreifem Zustande geboren wird, genügen für seine Ernährung die Circulations-Verhältnisse im Dottersack und in der Allantois, wie wir sie auch bei den Monotremen, den Vögeln und Reptilien treffen. Bei den Placentalthieren hingegen, wo die Schwangerschaft sich sehr verlängert, wo der Embryo im mütterlichen Uterus viel längere Zeit hindurch verweilt, und unter dem Schutze der ihn umgebenden Hüllen seine vollständige Ausbildung erreicht, muss nothwendig durch einen neuen Mechanismus eine directe Zufuhr von reichlicherem Nahrungsmaterial vermittelt wer-

den, und das geschieht in ausgezeichneter Weise durch die Entwickelung der Placenta oder des Gefässkuchens.

Um nun die Bildung dieser Placenta und ihrer wichtigen Modificationen bei den verschiedenen Placentalthieren klar zu verstehen und richtig zu würdigen, müssen wir zunächst nochmals einen Rückblick auf die äusseren Hüllen des Säugethier-Eies werfen. Sie werden sich erinnern, dass die äussere Umhüllung desselben anfänglich, und auch noch während der Gastrulation, durch die sogenannte „Zona pellucida" gebildet wurde, und durch die dicke Eiweisshülle, welche sich äusserlich um die letztere angelagert hatte (Fig. 65—68, S. 210). Wir nannten diese beiden äusseren, später verschmelzenden Hüllen zusammen Vorhülle oder *Prochorion*. Schon frühzeitig (beim Menschen schon in der ersten Woche der Entwickelung), verschwindet dieses Prochorion, und an seine Stelle tritt die bleibende äussere Eihaut oder das *Chorion*. Dieses letztere ist aber nichts Anderes als die „seröse Hülle" (*Serolemma*), deren Entstehung aus dem äusseren Keimblatte der Keimhautblase wir schon früher kennen gelernt haben (vergl. S. 364, und Fig. 189, 190, S. 372). Anfänglich ist das eine ganz glatte und dünne Membran, welche als geschlossene kugelige Blase das ganze Ei umgiebt. Sehr bald aber bedeckt sich das Chorion mit einer Masse kleiner Hervorragungen oder Zotten (Fig. 181, 191 *chz*). Diese wachsen in die Höhlungen der Uterindrüsen, in schlauchförmige Vertiefungen der Uterus-Schleimhaut hinein und befestigen so das Eichen an der Wand des Fruchtbehälters. Gleich dem ganzen Chorion bestehen auch die hohlen Zotten desselben aus einer dünnen Zellenlage, welche der Hornplatte angehört, und einer dünnen, darunter liegenden Schicht von lockerem Bindegewebe (Fortsetzung des parietalen Mesoblastes). Sehr rasch erreichen sie eine ausserordentliche Entwickelung, indem sie kräftig wachsen und sich verästeln. Ueberall sprossen dazwischen neue Zotten aus der serösen Hülle hervor, und so ist bald (beim menschlichen Embryo schon in der zweiten Woche) die ganze äussere Oberfläche des Eies mit einem dichten Walde der zierlichsten Zotten bekleidet (Taf. XII und Fig. 181, S. 366). Wie kürzlich Selenka gezeigt hat, sind diese Zotten äusserlich mit einer mütterlichen Zellenschicht überzogen, dem flachen Epithel der Uterin-Drüsen. Diese Verwachsung erfolgt schon in der ersten Woche der Entwickelung.

In diese Chorion-Zotten wachsen nun von innen her verästelte Blutgefässe hinein, welche vom Darmfaserblatte der Allantois stammen, und welche das kindliche Blut durch die Nabelgefässe

zugeführt erhalten (Fig. 275 *chz*). Auf der anderen Seite entwickeln sich dichte Blutgefäss-Netze in der Schleimhaut, welche die Innenfläche des mütterlichen Fruchtbehälters oder Uterus auskleidet, vorzugsweise in der Umgebung der Vertiefungen, in welche die Chorion-Zotten hineinragen (*plu*). Diese Adernetze erhalten mütterliches Blut durch die Uterus-Gefässe zugeführt. Indem das Bindegewebe zwischen den erweiterten Capillar-Gefässen des Uterus schwindet, entstehen weite, mit mütterlichem Blute gefüllte Hohlräume, in welche die Chorion-Zotten des Embryo frei hineinragen. Die Gesammtheit nun dieser beiderlei Gefässe, welche hier in die innigste Wechselwirkung treten, sammt dem verbindenden und umhüllenden

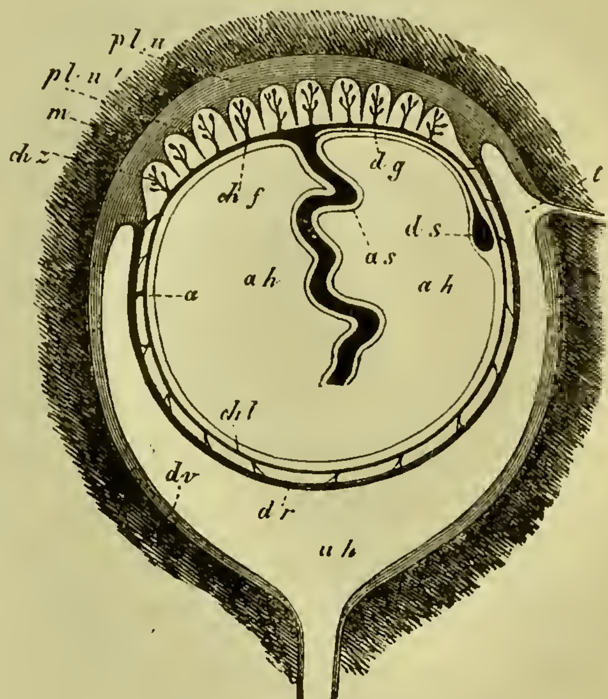


Fig. 275. **Eihüllen des menschlichen Embryo** (schematisch). *m* die dicke fleischige Wand des Fruchtbehälters (Uterus oder Gebärmutter). *plu* Placenta (deren innere Schicht (*plu'*) mit Fortsätzen zwischen die Chorion-Zotten (*chz*) hineingreift). (*chf* zottiges, *chl* glattes Chorion.) *a* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *as* Amnionscheide des Nabelstranges (der unten in den Nabel des hier nicht dargestellten Embryo übergeht). *dg* Dottergang. *ds* Dottersack. *dv*, *dr* Decidua (*dv* wahre, *dr* falsche Decidua). Die Uterushöhle (*uh*) öffnet sich unten in die Scheide, oben rechts in einen Eileiter (*t*). Nach Kölliker.

Bindegewebe, heisst der Aderkuchen oder Gefässkuchen (*Placenta*). Eigentlich ist demnach die Placenta aus zwei ganz verschiedenen, obwohl innig verbundenen Theilen zusammengesetzt: innen aus dem Fruchtkuchen oder dem kindlichen Gefässkuchen (*Placenta foetalis*, Fig. 275 *chz*), aussen aus dem Mutterkuchen oder dem mütterlichen Gefässkuchen (*Placenta uterina*, *plu*). Letzterer wird von der Uterus-Schleimhaut und deren Blutgefässen, ersterer von dem zottigen Chorion und den Nabelgefässen des Embryo gebildet (vergl. Fig. 186, S. 371).

Die Art und Weise nun, in welcher diese beiderlei Gefässkuchen sich zur Placenta verbinden, sowie die Structur, Form und Grösse der letzteren sind bei den verschiedenen Placentalthieren sehr verschieden und liefern uns sehr werthvolle Anhaltspunkte zur natürlichen Classification und demgemäss auch zur Stammesgeschichte dieser ganzen Unterklasse. Auf Grund dieser Unter-

schiede zerfällen wir dieselbe zunächst in zwei Hauptabtheilungen: die niederen Placentalthiere, welche als *Indecidua*, und die höheren Placentalthiere, welche als *Deciduata* bezeichnet werden.

Zu den Indeciduen oder den niederen Placentalien gehören zwei umfangreiche und wichtige Säugethier-Gruppen: erstens die Hufthiere (*Ungulata*): die Tapire, Pferde, Schweine, Wiederkäuer u. s. w.; und zweitens die Walfische (*Cetacea*): die Delphine, Walfische u. s. w. Bei allen diesen Indeciduen bleiben die Chorion-Zotten auf der ganzen Oberfläche des Chorion (oder auf dem grössten Theile derselben) zerstreut, einzeln oder büschelweise gruppirt. Ihre Verbindung mit der Uterus-Schleimhaut ist nur ganz locker, so dass man ohne Gewalt und mit Leichtigkeit die ganze äussere Eihaut sammt ihren Zotten aus den Vertiefungen der Uterus-Schleimhaut herausziehen kann, wie die Hand aus dem Handschuh. Es findet an keinem Theile der Berührungsfläche eine wahre Verwachsung der beiderlei Gefässkuchen statt. Daher wird bei der Geburt der Fruchtkuchen (die *Placenta foetalis*) allein entfernt; der Mutterkuchen (die *Placenta uterina*) wird nicht mit ausgestossen. Ueberhaupt ist die Schleimhaut des schwangeren Uterus nur wenig verändert und erleidet bei der Geburt keine Blutung und keinen directen Substanz-Verlust. Bei den Walthieren und den meisten Hufthieren sind die Zotten gleichmässig über das ganze Chorion zerstreut (Zotten-Kuchen, *Malloplacenta*). Bei den meisten Wiederkäuern hingegen treten die baumförmig verzweigten Zotten zur Bildung von vielen einzelnen Büscheln oder Cotyledonen zusammen (Büschel-Kuchen, *Cotyloplacenta*).

Ganz anders ist die Bildung der Placenta bei der zweiten und höheren Abtheilung der Placentalthiere, bei den Deciduaten. Zu dieser umfangreichen und höchst entwickelten Säugethiergruppe gehören die sämmtlichen Raubthiere und Insectenfresser, die Nagethiere, die Fledermäuse und Halbaffen, endlich auch die Affen und der Mensch. Bei allen diesen Deciduaten ist zwar anfänglich auch die ganze Oberfläche des Chorion dicht mit Zotten bedeckt. Später aber verschwinden dieselben auf einem Theile der Oberfläche, während sie sich auf dem anderen Theile derselben nur um so stärker entwickeln. So entsteht eine Sonderung zwischen der glatten Eihaut (*Chorion laeve*, Fig. 275 *chl*) und der dichtzottigen Eihaut (*Chorion frondosum*, Fig. 275 *chf*). Erstere besitzt nur schwache und spärlich zerstreute oder gar keine Zotten mehr, während letztere mit sehr stark entwickelten und grossen Zotten dicht bedeckt ist; diese letztere allein bildet bei den Deciduaten die Placenta.

Noch bezeichnender aber für die Deciduaten ist die ganz eigenthümliche und höchst innige Verbindung, welche hier zwischen dem Chorion frondosum und der betreffenden Stelle der Uterus-Schleimhaut sich entwickelt, und welche als eine wahre Verwachsung angesehen werden muss. Die blutgefässhaltigen Zotten des Chorion wachsen mit ihren Aesten so in das blutreiche Gewebe der Uterus-Schleimhaut hinein, und die beiderlei Gefässe treten hier in so innige Berührung und Durchschlingung, dass man den Fruchtkuchen gar nicht mehr vom Mutterkuchen trennen kann, beide vielmehr ein einheitliches Ganzes, eine compacte, scheinbar einfache, kuchenförmige Placenta bilden. In Folge dieser innigen Verwachsung wird bei der Geburt ein ganzes Stück der mütterlichen Uterus-Schleimhaut zugleich mit den fest daran haftenden Eihüllen entfernt. Dieses bei der Geburt sich abtrennende Stück des mütterlichen Körpers nennen wir wegen seiner Abfälligkeit die abfällige oder hinfällige Haut, oder kurz Hinfallhaut (*Decidua*). Weil dieselbe siebartig, fein durchlöchert erscheint, wird sie oft auch Siebhaut genannt. Alle höheren Placentalthiere, die eine solche Decidua besitzen, fasst man eben desshalb unter dem bezeichnenden Namen Deciduata zusammen. Mit der Abtrennung der Siebhaut bei der Geburt ist natürlich auch ein mehr oder minder beträchtlicher Blutverlust der Mutter verbunden, der bei den Indeciduen nicht stattfindet. Auch muss bei den Deciduaten nach der Geburt der verloren gegangene Theil der Uterus-Schleimhaut durch Neubildung ersetzt werden.

Nun ist aber in der umfangreichen Gruppe der Deciduaten die Bildung der Placenta und der Decidua keineswegs überall dieselbe. Vielmehr finden in dieser Beziehung wieder mancherlei wichtige Verschiedenheiten statt, welche mit anderen bedeutenden Organisations-Charakteren (z. B. der Bildung des Gehirns, des Gebisses, der Füsse) theilweise zusammenfallen, und daher mit gutem Grunde von uns für die phylogenetische Classification der Placentalthiere verwerthet werden. Zunächst können wir nach der Form der Placenta zwei grössere Gruppen unter den Deciduaten unterscheiden; bei der einen Gruppe ist dieselbe ringförmig oder gürtelförmig, bei der anderen scheibenförmig oder kuchenförmig. Bei den Deciduaten mit gürtelförmiger Placenta (*Zonoplacentalia*) bleiben bloss die beiden Pole des länglich-runden Eies von der Placentalbildung frei. Der Gefässkuchen erscheint als ein breiter geschlossener Gürtel, welcher die ganze mittlere Zone des Eies einnimmt. Das ist der Fall bei allen Raubthieren (*Carnassia*), sowohl bei den

Landraubthieren (*Carnivora*) als bei den von ihnen abstammenden Seeraubthieren oder Robben (*Pinnipedia*).

Die zweite und höchst entwickelte Gruppe bilden die Deciduaten mit scheibenförmiger Placenta (*Discoplacentalia*): die Placentalbildung ist hier am meisten localisirt und am höchsten entwickelt. Die Placenta bildet einen dicken, schwammigen Kuchen, der meistens die Gestalt einer kreisrunden oder länglich-runden Scheibe hat und nur an einer Seite der Uterus-Wand anhaftet. Der grössere Theil der kindlichen Eihaut ist hier demnach glatt, ohne entwickelte Zotten. Zu diesen Discoplacentalien gehören die Halbaffen und Insectenfresser, die Nagethiere und Fledermäuse, die Affen und der Mensch. Nur zwei von diesen formenreichen Gruppen der Discoplacentalien sind für unseren menschlichen Stammbaum von Interesse, die Ordnungen der Halbaffen und der Affen.

Die Halbaffen oder Lemuren (*Prosimiae*) sind in der Gegenwart nur noch durch sehr wenige Formen vertreten. Diese bieten aber ein hohes Interesse dar und sind als die letzten überlebenden Reste einer vormals formenreichen Gruppe zu betrachten.

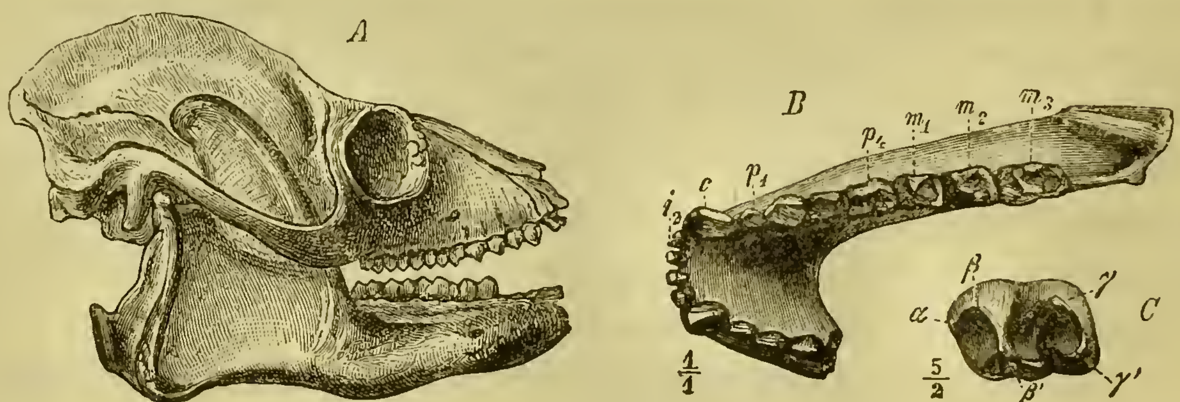


Fig. 276. **Schädel eines fossilen Halbaffen** (*Adapis parisiensis*) aus dem Miocän von Quercy. *A* Seiten-Ansicht von rechts, in halber nat. Grösse. *B* Unterkiefer. *C* Unterer Backenzahn. *i* Schneidezähne. *c* Eckzähne. *p* Lückenzähne. *m* Mahlzähne.

Versteinerte Reste derselben finden sich schon im ältesten Tertiär-Gebirge von Europa und Nordamerika, im Eocän und Miocän. Die primitivsten unter ihnen, die Hyopsodinen, schliessen sich unmittelbar an die ältesten Placentalthiere an und haben noch deren volles typisches Gebiss, mit 44 Zähnen $\left(\frac{3\ 1\ 4\ 3}{3\ 1\ 4\ 3}\right)$. Die Adapiden hingegen (Fig. 276) besitzen nur noch 40 Zähne und haben einen Schneidezahn in jeder Kieferhälfte verloren $\left(\frac{2\ 1\ 4\ 3}{2\ 1\ 4\ 3}\right)$. Ihre gegenwärtig noch lebenden kümmerlichen Ueberreste sind weit über den südlichen Theil der alten Welt zerstreut. Die meisten Arten leben auf Madagascar, einige auf den Sunda-Inseln, andere auf dem Festlande von Asien und von Afrika. Unter sich sind diese weit

zerstreuten Epigonen sehr verschieden. Einige schliessen sich, wie es scheint, nahe an die Beutelthiere (besonders die Beutelratten) an. Andere (*Macrotarsi*) stehen den Insectenfressern, noch andere (*Chiromys*) den Nagethieren sehr nahe. Eine Gattung (*Galeopithecus*) bildet den unmittelbaren Uebergang zu den Fledermäusen. Einige Halbaffen endlich (*Brachytarsi*) schliessen sich eng an die echten Affen an. Unter diesen letzteren giebt es auch einige schwanzlose Formen (z. B. den Lori, *Stenops*, Fig. 277). Aus diesen sehr interessanten und wichtigen Beziehungen der Halbaffen zu den verschiedenen Ordnungen der Discoplacentalien dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass sie unter den heute noch lebenden Vertretern dieser Gruppe diejenigen sind, welche der gemeinsamen uralten Stammform derselben am nächsten standen. Unter den directen gemein-



Fig. 277. **Der schlanke Lori** (*Stenops gracilis*) von Ceylon.

samen Vorfahren der Affen und des Menschen werden sich Deciduaten befunden haben, welche wir in die Ordnung der Halbaffen einstellen würden, wenn wir sie heute lebend vor uns sähen. Wir dürfen demnach diese Ordnung als eine besondere Stufe, und zwar im Anschluss an die Beutelthiere als die einundzwanzigste Stufe unseres menschlichen Stammbaumes aufführen. Wahrscheinlich werden unsere Halbaffen-Ahnen den heutigen Brachytar-

sieru oder Lemuren (*Lemur, Lichanotus*, *Stenops*) nahe gestanden und gleich ihnen eine stille und beschauliche Lebensweise, auf Bäumen kletternd, geführt haben. Die heute noch lebenden Halbaffen sind meistens nächtliche Thiere von sanftem, melancholischem Temperamente und nähren sich von Früchten.

An die Halbaffen schliessen sich unmittelbar als zweiundzwanzigste Ahnen-Stufe des Menschengeschlechts die echten Affen (*Simiae*) an. Es unterliegt schon seit langer Zeit nicht dem geringsten Zweifel mehr, dass unter allen Thieren die Affen diejenigen sind, welche dem Menschen in jeder Beziehung am nächsten stehen. Wie sich einerseits die niedersten Affen eng an die Halbaffen, so schliessen sich anderseits die höchsten Affen unmittelbar an den Menschen an. Wir können sogar, wenn wir die vergleichende Anatomie der Affen und des Menschen sorgfältig durchgehen, einen stufenweisen und ununterbrochenen Fortschritt in der Affen-Organisation bis zur rein menschlichen Bildung hin verfolgen, und wir gelangen dann bei unbefangener Prüfung dieser in neuester Zeit mit so leidenschaftlichem Interesse behandelten „Affenfrage" unfehlbar zu dem wichtigen, zuerst von Huxley ausführlich begründeten Satze: „Wir mögen ein System von Organen vornehmen, welches wir wollen, die Vergleichung ihrer Modificationen in der Affenreihe führt uns zu einem und demselben Resultate: dass die anatomischen Verschiedenheiten, welche den Menschen vom Gorilla und Schimpanse scheiden, nicht so gross sind als die, welche den Gorilla von den niedrigeren Affen trennen." In die Sprache der Phylogenie übersetzt, ist dieses folgenschwere, von Huxley meisterhaft begründete Gesetz aber gleichbedeutend mit dem populären Satze: „Der Mensch stammt vom Affen ab."

Um uns von der Sicherheit dieses Huxley'schen Gesetzes gründlich zu überzeugen, lassen Sie uns jetzt zunächst nochmals diejenigen Organe betrachten, auf deren verschiedenartige Ausbildung wir bei unserer vorhergehenden phylogenetischen Untersuchung mit Recht einen besonderen Werth gelegt haben, auf die Placenta und die Decidua. Allerdings stimmen die Menschen und Affen in der Bildung ihrer scheibenförmigen Placenta und ihrer Decidua im Allgemeinen auch mit den übrigen Discoplacentalien überein. Allein in den feineren Structur-Verhältnissen derselben zeichnet sich der Mensch durch Eigenthümlichkeiten aus, welche er nur mit den höchst entwickelten Affen theilt, und welche den übrigen Deciduaten fehlen. Man unterscheidet nämlich beim Menschen und bei den höheren Affen drei verschiedene Theile der

Decidua: äussere, innere und placentale Decidua. Die äussere oder wahre Siebhaut (*Decidua externa* s. *vera*, Fig. 275 *dv*, Fig. 278 *g*) ist derjenige Theil der Uterus-Schleimhaut, welcher die innere Fläche der Gebärmutterhöhle überall da auskleidet, wo die letztere nicht mit der Placenta zusammenhängt. Die placentale oder schwammige Siebhaut (*Decidua placentalis* s. *serotina*, Fig. 275 *plu*, Fig. 278 *d*) ist weiter Nichts als der Mutterkuchen selbst oder der mütterliche Theil des Gefässkuchens (*Placenta uterina*), nämlich derjenige Theil der Uterus-Schleimhaut,

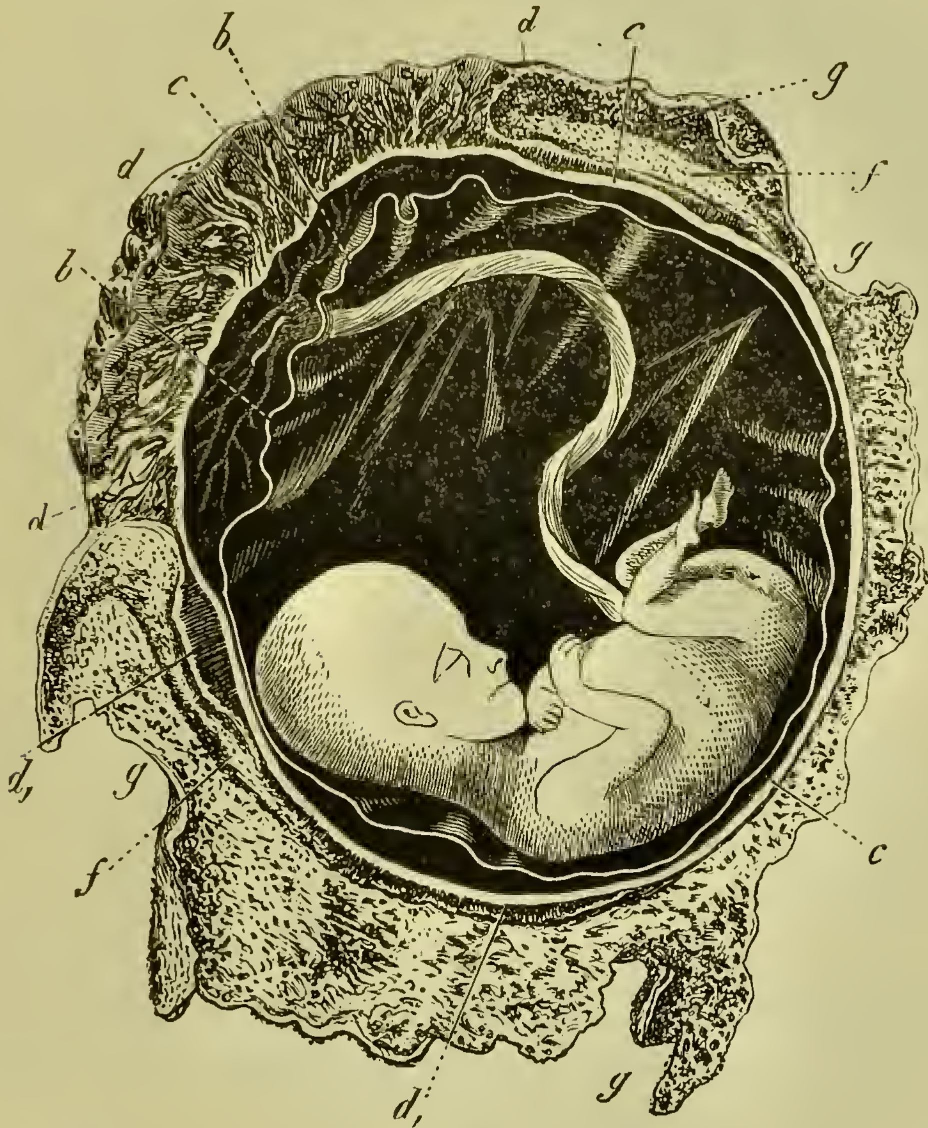


Fig. 278. **Menschen-Keim, 12 Wochen alt, mit seinen Hüllen,** in natürlicher Grösse. Vom Nabel desselben geht der Nabelstrang zur Placenta. *b* Amnion. *c* Chorion. *d* Placenta. *d'* Zottenreste am glatten Chorion. *f* Innere Siebhaut (Decidua reflexa). *g* Aeussere Siebhaut (Decidua vera). Nach Bernhard Schultze.

welcher auf das Innigste mit den Chorionzotten des Fruchtkuchens (*Placenta foetalis*) verwächst. Die innere oder falsche Siebhaut endlich (*Decidua interna* s. *reflexa*, Fig. 275 *dr*, Fig. 278 *f*) ist derjenige Theil der Uterus-Schleimhaut, welcher als eine besondere dünne Hülle den übrigen Theil der Ei-Oberfläche, die zottenlose glatte Eihaut (*Chorion laeve*), eng anliegend um-

schliesst. Der Ursprung dieser drei verschiedenen Hinfallhäute, über den man früher ganz falsche (noch jetzt in der Benennung erhaltene) Vorstellungen hatte, liegt klar vor Augen: die äussere *Decidua vera* ist die eigenthümlich umgewandelte und später abfallende oberflächliche Schicht der ursprünglichen Schleimhaut des Fruchtbehälters. Die placentale *Decidua serotina* ist derjenige Theil der vorigen, welcher durch das Hineinwachsen der Chorion-Zotten ganz umgestaltet und zur Placentalbildung verwendet wird.

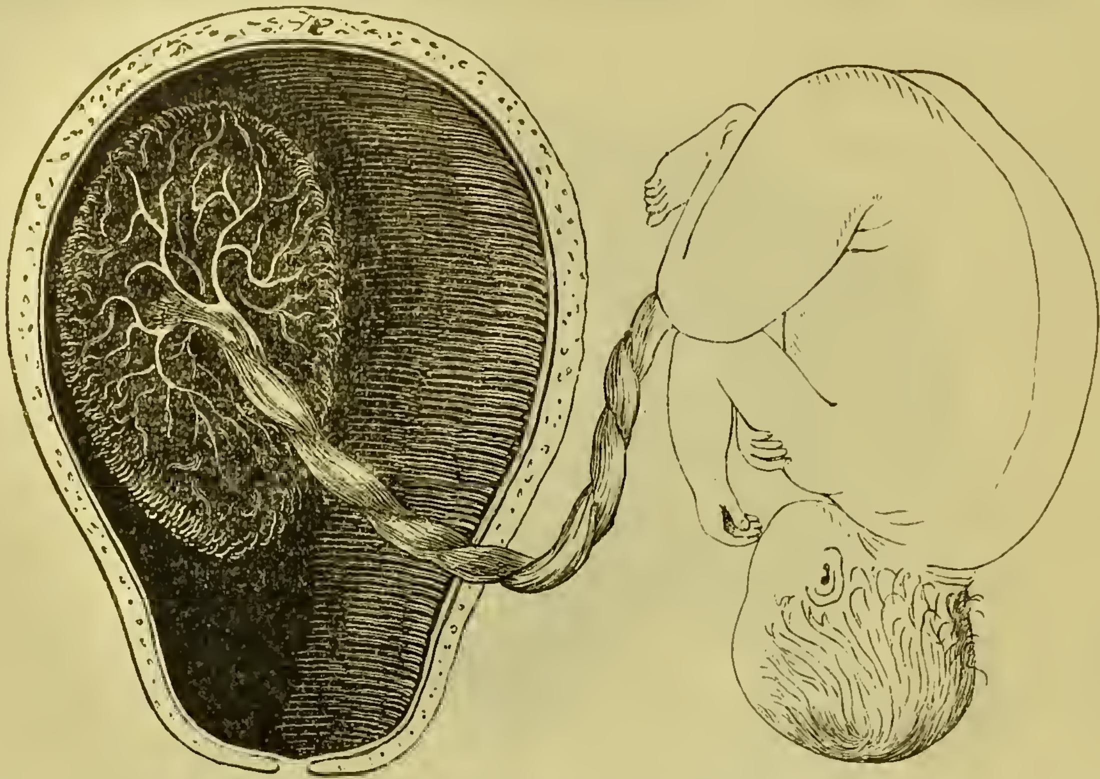


Fig. 279 **Reifer Menschenkeim** (am Ende der Schwangerschaft in seiner natürlichen Lage, aus der Höhle des Fruchtbehälters herausgenommen). An der Innenfläche des letzteren (links) die Placenta, welche durch den Nabelstrang mit dem Nabel des Kindes zusammenhängt. Nach Bernhard Schultze.

Die innere *Decidua reflexa* endlich entsteht dadurch, dass eine ringförmige Falte der Schleimhaut (an der Grenze von *D. vera* und *D. serotina*) sich erhebt und über dem Eie (nach Art des Amnion) bis zum Verschlusse zusammenwächst[160].

Die eigenthümlichen anatomischen Verhältnisse, durch welche die menschlichen Eihäute sich auszeichnen, finden sich ganz in derselben Weise nur bei den höheren Affen wieder. Die niederen Affen, sowie die übrigen Discoplacentalien zeigen mehr oder weniger beträchtliche Verschiedenheiten, und zwar meistens einfachere Verhältnisse. Das gilt namentlich von der feineren Structur der Placenta selbst, von der Verwachsung der Chorion-Zotten mit der Decidua serotina. Die reife menschliche Placenta ist eine kreisrunde (seltener länglich-runde) Scheibe von weicher, schwammiger Beschaffenheit, 6—8 Zoll Durchmesser, ungefähr ein Zoll

Dicke und 1—$1^1/_2$ Pfund Gewicht. Ihre convexe äussere (mit dem Uterus verwachsene) Fläche ist sehr uneben und zottig. Ihre concave innere (der Eihöhle zugewendete) Fläche ist ganz glatt und vom Amnion überzogen (Fig. 275 *a*). Nahe der Mitte entspringt aus der Placenta der Nabelstrang (*Funiculus umbilicalis*), dessen Entstehung wir schon früher kennen gelernt haben (S. 370). Derselbe ist ebenfalls scheidenartig vom Amnion überzogen, welches an seinem Nabelende unmittelbar in die Bauchhaut übergeht (Fig. 278). Der reife Nabelstrang ist ein cylindrischer, spiralig um seine Axe gedrehter Strick, meistens ungefähr 20 Zoll lang und einen halben Zoll dick. Er besteht aus einem gallertigen Bindegewebe (der „Wharton'schen Sulze"), in welchem sich die Reste der Dottergefässe, sowie die mächtigen Nabelgefässe befinden: die beiden Nabel-Arterien, welche das Blut des Embryo in die Placenta führen, und die starke Nabelvene, welche das Blut aus der letzteren zum Herzen zurückführt. Die zahllosen feinen Aeste dieser kindlichen Nabelgefässe treten in die verästelten Chorion-Zotten der fötalen Placenta ein und wachsen schliesslich mit diesen auf höchst eigenthümliche Weise in die weiten, bluterfüllten Hohlräume hinein, welche in der uterinen Placenta sich ausbreiten und mütterliches Blut enthalten. Die sehr verwickelten und schwierig zu erkennenden anatomischen Beziehungen, welche sich hier zwischen der kindlichen und mütterlichen Placenta entwickeln, finden sich in dieser Weise nur beim Menschen und bei den Menschen-Affen vor, während sie sich bei allen anderen Deciduaten mehr oder weniger verschieden gestalten. Auch der Nabelstrang ist beim Menschen und bei den Affen verhältnissmässig länger als bei allen übrigen Säugethieren.

Bis vor Kurzem herrschte die Ansicht, dass sich der menschliche Embryo durch die eigenthümliche Bildung einer soliden Allantois und eines besonderen „Bauchstiels" auszeichne, und dass der Nabelstrang aus diesem in anderer Weise entstehe als bei den übrigen Säugethieren. Die Gegner der missliebigen „Affen-Theorie" legten darauf grosses Gewicht und glaubten damit endlich ein wichtiges Merkmal gefunden zu haben, welches den Menschen allen anderen Placental-Thieren gegenüberstelle. Durch die bedeutungsvollen, 1890 veröffentlichten Entdeckungen des ausgezeichneten Zoologen Selenka ist aber nachgewiesen, dass der Mensch jene besonderen Eigenthümlichkeiten der Placentation mit den Menschen-Affen theilt, während sie den übrigen Affen fehlen! Während also unsere Gegner darin

einen gewichtigen Gegenbeweis gegen „die Abstammung des Menschen vom Affen“ finden wollten, erkennen wir jetzt darin umgekehrt einen bedeutungsvollen Beweis für die Wahrheit dieser pithecoiden Descendenz.

Die neuen Thatsachen, welche Selenka auf seiner, zu diesem Zwecke unternommenen zoologischen Forschungsreise nach Indien entdeckt hat, sind von so grundlegender Bedeutung und gestatten so weitreichende Schlüsse, dass ich seine Resultate hier wörtlich folgen lasse: „Einige Embryonal-Organe kommen bei Affen und Menschen theils frühzeitiger, theils später zur Entfaltung, als dies bei anderen Säugethieren der Fall ist. Zu den vorfrühen Bildungen gehören 1) die zahlreichen Chorionzotten; 2) die Coelomsäcke, durch deren Ausbreitung frühzeitig der Dottersack abgehoben und das Amnion geschlossen wird; 3) der Allantoisstiel. — Umgekehrt erscheinen als zeitlich zurückbleibende Gebilde: 1) der Dottersack. Zwar schnürt er sich früh von der Keimblasenwand ab, aber sein Gefässnetz entwickelt sich erst spät. Da er seiner ursprünglichen Function als Athem- und Nährorgan gänzlich enthoben ist, muss er als rudimentäres Organ betrachtet werden. In das Chorion entsendet er niemals Gefässe, denn alle Blutbahnen des Chorions sind ausschliesslich Allantoisgefässe; 2) verzögert ist ferner das Auftreten einer Allantois-Höhle, und 3) die Differenzirung des Fruchthofs. — Als eigenartige Sonderbildungen wären zu nennen: 1) das lockere Gewebe der Somatopleura, welches das Chorion austapezirt; 2) der persistirende Amnionstiel; 3) die Ausweitung des Amnions und seine Verwachsung mit dem Chorion; 4) die Degradirung des Dottersackes zum rudimentären Organ; 5) die Anlage zweier, einander gegenüberliegender Placenten, von denen die eine jedoch rudimentär bleiben kann; 6) Festheftung des nichtplacentalen Theils der Fruchtkapsel — sei dieselbe Chorion laeve oder Decidua reflexa — an die umgebende Uteruswand.“

Wie in diesen wichtigen Eigenthümlichkeiten, so stellt sich der Mensch auch in jeder anderen morphologischen Beziehung als Mitglied der Affenordnung dar und lässt sich nicht von derselben trennen. Schon der grosse Begründer der systematischen Naturbeschreibung, der berühmte Carl Linné, vereinigte mit prophetischem Scharfblicke in einer einzigen natürlichen Abtheilung, die er Primaten, d. h. die Ersten, die Oberherren des Thierreichs nannte, den Menschen, die Affen, die Halbaffen und die Fledermäuse. Spätere Naturforscher lösten diese Primaten-Ordnung auf. Zuerst begründete der Göttinger Anatom Blumenbach für den

Menschen eine besondere Ordnung, welche er Zweihänder (*Bimana*) nannte; in einer zweiten Ordnung vereinigte er Affen und Halbaffen unter dem Namen Vierhänder (*Quadrumana*), und eine dritte Ordnung bildeten die entfernter verwandten Flederthiere (*Chiroptera*). Die Trennung der Zweihänder und Vierhänder wurde von Cuvier und den meisten folgenden Zoologen beibehalten. Sie erscheint principiell wichtig, ist aber in der That völlig unberechtigt. Das wurde zuerst im Jahre 1863 von dem berühmten englischen Zoologen Huxley nachgewiesen. Gestützt auf sehr genaue, vergleichend-anatomische Untersuchungen, führte derselbe den Beweis, dass die Affen ebenso gut Zweihänder sind als der Mensch, oder wenn man die Sache umkehren will, dass der Mensch ebenso gut ein Vierhänder ist als die Affen. Huxley zeigte nämlich mit überzeugender Klarheit, dass die Begriffe der Hand und des Fusses bis dahin falsch aufgefasst und in unrichtiger Weise auf physiologische, statt auf morphologische Unterscheidungen gegründet worden waren. Der Umstand, dass wir an unserer Hand den



Fig. 280. **Die weisse Meerkatze** (*Cercopithecus petaurista*).

Daumen den übrigen vier Fingern entgegensetzen und damit greifen können, schien vorzugsweise die Hand gegenüber dem Fusse zu charakterisiren, bei dem die entsprechende grosse Zehe nicht in dieser Weise den vier anderen Zehen gegenübergestellt werden kann. Die Affen hingegen können ebenso gut mit dem Hinterfusse wie mit dem Vorderfusse ihre Greifbewegungen ausführen und wurden desshalb als Vierhänder angesehen. Allein auch viele Stämme unter den niederen Menschenrassen, besonders viele Negerstämme, benutzen ihren Fuss in derselben Weise als Hand. In Folge frühzeitiger Angewöhnung und fortgesetzter Uebung können sie mit dem Fusse ebenso gut greifen (z. B. beim Klettern Baumzweige umfassen) wie mit der Hand. Aber selbst neugeborene Kinder unserer eigenen Rasse können mit der grossen Zehe noch recht kräftig



Fig. 281. **Drill-Pavian** (*Cynocephalus leucophaeus*). Aus BREHM's Thierleben.

greifen und mittelst derselben einen hingereichten Löffel noch ebenso fest wie mit der Hand fassen. Jene physiologische Unterscheidung von Hand und Fuss ist also weder streng durchzuführen, noch wissenschaftlich zu begründen. Vielmehr müssen wir uns dazu morphologischer Charaktere bedienen.

Eine solche scharfe morphologische, d. h. auf den anatomischen Bau gegründete Unterscheidung von Hand und Fuss, von vorderen und hinteren Gliedmaassen ist nun aber in der That möglich. Sowohl in der Bildung des Knochen-Skeletes, als in der Bildung der Muskeln, welche vorn und hinten an Hand und Fuss sich ansetzen, existiren wesentliche und constante Unterschiede; und diese finden



Fig. 282. **Lar-Gibbon oder weisshändiger Gibbon** (*Hylobates lar*). Aus BREHM's Thierleben.

wir beim Menschen gerade so wie bei den Affen vor. Wesentlich verschieden ist namentlich die Anordnung und Zahl der Handwurzelknochen und der Fusswurzelknochen. Ebenso constante Verschiedenheiten bietet die Muskulatur dar. Die hintere Extremität besitzt beständig drei Mukeln (einen kurzen Beugemuskel, einen kurzen Streckmuskel und einen langen Wadenbeinmuskel), welche

an der vorderen Extremität niemals vorkommen. Auch die Anordnung der Muskeln ist vorn und hinten verschieden. Diese charakteristischen Unterschiede der vorderen und der hinteren Extremitäten finden sich ganz ebenso beim Menschen wie bei den Affen vor. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass der Fuss der Affen diese Bezeichnung ebenso gut verdient, wie derjenige des Menschen; und dass alle echten Affen ebenso gut echte „Zweihänder" oder *Bimana* sind, wie der Mensch. Die gebräuchliche Unterscheidung der Affen als Vierhänder oder *Quadrumana* ist morphologisch in der That völlig unberechtigt.

Es könnte aber nun die Frage entstehen, ob nicht, hiervon ganz abgesehen, andere Merkmale aufzufinden seien, durch welche sich der Mensch von dem Affen in höherem Grade unterscheidet, als die verschiedenen Affenarten unter sich verschieden sind. Diese wichtige Frage hat HUXLEY in so überzeugender Weise endgültig verneinend beantwortet, dass die jetzt noch von vielen Seiten gegen ihn erhobene Opposition als völlig unbegründet und wirkungslos betrachtet werden muss. HUXLEY führte auf Grund der genauesten vergleichend-anatomischen Untersuchung sämmtlicher Körpertheile den folgenschweren Beweis, dass in jeder anatomischen Beziehung die Unterschiede zwischen den höchsten und niedersten Affen grösser sind als die betreffenden Unterschiede zwischen den höchsten Affen und dem Menschen. Er restituirt demnach LINNÉ's Ordnung der Primaten (nach Ausschluss der Fledermäuse) und theilt diese Ordnung in drei verschiedene Unterordnungen, von denen die erste durch die Halbaffen (*Lemuridae*), die zweite durch die echten Affen (*Simiadae*) und die dritte durch den Menschen (*Anthropidae*) gebildet wird [161]).

Wenn wir jedoch ganz consequent und vorurtheilsfrei nach den Gesetzen der systematischen Logik verfahren wollen, so können wir, auf HUXLEY's eigenes Gesetz gestützt, diese Eintheilung nicht genügend finden und müssen vielmehr bedeutend weitergehen. Wie ich zuerst 1866 bei Behandlung derselben Frage in der „Generellen Morphologie" gezeigt habe, sind wir vollkommen berechtigt, mindestens noch einen wesentlichen Schritt weiter zu thun und dem Menschen seine natürliche Stellung innerhalb einer der Abtheilungen der Affen-Ordnung anzuweisen. Alle die charakteristischen Eigenthümlichkeiten, welche diese eine Affen-Abtheilung auszeichnen, kommen auch dem Menschen zu, während sie den übrigen Affen fehlen. Demnach sind wir kaum berechtigt, für den Menschen eine besondere, von den echten Affen verschiedene Ordnung zu gründen.



Fig. 283. **Junger Gorilla** (*Gorilla gina*). Aus BREHM's Thierleben.

Schon seit langer Zeit hat man die Ordnung der echten Affen (*Simiae*), nach Ausschluss der Halbaffen, in zwei natürliche Hauptgruppen eingetheilt, welche unter Anderem auch durch ihre geographische Verbreitung sehr ausgezeichnet sind. Die eine Abtheilung (*Hesperopitheci* oder Westaffen) lebt in der neuen Welt, in Amerika. Die andere Gruppe, zu welcher auch der Mensch gehört, sind die *Eopitheci* oder Ostaffen; sie leben in der alten Welt, in Asien, Afrika und früher auch in Europa. Alle Affen der alten Welt, alle Eopitheken, stimmen mit dem Menschen in allen jenen Charakteren überein, welche in der zoologischen Systematik für die Unterscheidung dieser beiden Affen-Gruppen mit Recht in erster Linie benutzt werden, vor Allem in der Bildung des Gebisses. Sie werden hier gleich den Einwand machen, dass das Gebiss ein physiologisch viel zu untergeordneter Körpertheil sei, als dass man auf dessen Bildung in einer so wichtigen

Frage einen so grossen Werth legen dürfe. Allein diese hervorragende Berücksichtigung der Zahnbildung hat ihren guten Grund; und es geschieht mit vollem Fug und Recht, dass die systematischen Zoologen schon seit mehr als einem Jahrhundert die Bildung des Gebisses bei der systematischen Unterscheidung und Anordnung der Säugethier-Ordnungen ganz vorzugsweise betonen. Die Zahl, Form und Anordnung der Zähne vererbt sich nämlich viel strenger innerhalb der einzelnen Ordnungen der Säugethiere, als die meisten anderen zoologischen Charaktere.

Die Bildung des Gebisses beim Menschen ist daher besonders wichtig. Wir haben im ausgebildeten Zustande 32 Zähne in unseren Kiefern, und von diesen 32 sind 8 Schneidezähne, 4 Eckzähne und 20 Backzähne. Die 8 Schneidezähne (*Dentes incisivi*), welche in der Mitte der Kiefer stehen, zeigen oben und unten charakteristische Verschiedenheiten. Im Oberkiefer sind die inneren Schneidezähne grösser als die äusseren; im Unterkiefer sind umgekehrt die inneren Schneidezähne kleiner als die äusseren. Auf diese folgt jederseits oben und unten ein Eckzahn, welcher grösser ist als die Schneidezähne, der sogenannte Augenzahn oder Hundszahn (*Dens caninus*). Bisweilen springt derselbe auch beim Menschen, wie bei den meisten Affen und vielen anderen Säugethieren, stark hervor und bildet eine Art Hauer. Nach aussen von diesem endlich folgen jederseits oben und unten 5 Backenzähne (*Dentes molares*), von denen die beiden vorderen klein, nur mit einer Wurzel versehen und dem Zahnwechsel unterworfen sind („Lückenzähne", *praemolares*), während die 3 hinteren viel grösser, mit zwei Wurzeln versehen sind und erst nach dem Zahnwechsel auftreten („Mahlzähne", *tritores*). Genau dieselbe Bildung des menschlichen Gebisses besitzen die Affen der alten Welt: alle Affen, welche wir bis jetzt lebend oder fossil in Asien, Afrika und Europa gefunden haben. Alle Affen der neuen Welt dagegen, alle amerikanischen Affen, besitzen noch einen Zahn in jeder Kieferhälfte mehr, und zwar einen Lückenzahn. Sie haben demnach jederseits oben und unten 6 Backzähne, und im Ganzen 36 Zähne. Dieser charakteristische Unterschied zwischen den Ostaffen und den Westaffen hat sich so constant innerhalb der beiden Gruppen vererbt, dass er für uns von grösstem Werthe ist. Allerdings scheint eine kleine Familie von südamerikanischen Affen hier eine Ausnahme zu machen. Die kleinen niedlichen Seidenäffchen nämlich (*Hapalida*), wozu das Löwenäffchen (*Midas*) und das Pinseläffchen (*Jacchus*) gehören, besitzen nur 5 Backzähne in jeder Kieferhälfte (statt 6) und scheinen demnach vielmehr den

Ostaffen zu gleichen. Allein bei genauerer Besichtigung zeigt sich, dass sie 3 Lückenzähne haben, gleich allen Westaffen, und dass nur der hinterste Mahlzahn verloren gegangen ist. Diese scheinbare Ausnahme bestätigt demnach nur den Werth jener systematischen Unterscheidung.

Unter den übrigen Merkmalen, durch welche sich die beiden Hauptgruppen der Affen unterscheiden, ist von besonderer Bedeutung und am meisten hervortretend die Bildung der Nase. Alle Affen der alten Welt haben dieselbe Bildung der Nase wie der Mensch; nämlich eine verhältnissmässig schmale Scheidewand der beiden Nasenhälften, so dass die Nasenlöcher nach unten stehen. Bei einzelnen Ost-Affen ist sogar die Nase so stark hervorspringend und so charakteristisch geformt wie beim Menschen. Wir haben in dieser Beziehung schon früher den merkwürdigen Nasenaffen hervorgehoben, der eine schön gebogene lange Nase besitzt (Fig. 284). Die meisten Ost-Affen haben freilich eine etwas platte Nase, so z. B. die weissnasige Meerkatze (Fig. 280); doch bleibt bei allen die Nasenscheidewand schmal und dünn. Alle amerikanischen Affen hingegen besitzen eine andere Nasenbildung. Die Nasenscheidewand ist hier nämlich unten eigenthümlich verbreitert und verdickt, die Nasenflügel sind nicht entwickelt, und in Folge dessen kommen die Nasenlöcher nicht nach unten, sondern nach aussen zu stehen. Auch dieser charakteristische Unterschied in der Nasenbildung vererbt sich in beiden Gruppen so streng, dass man die Affen der neuen Welt deshalb Plattnasen (*Platyrhinae*), die Affen der alten Welt hingegen Schmalnasen (*Catarhinae*) genannt hat. Die letzteren sind durchschnittlich höher organisirt als die ersteren und phylogenetisch erst später aus ihnen entstanden.



Fig. 284. **Kopf des Nasenaffen** (*Semnopithecus nasicus*).

Die Eintheilung der Affen-Ordnung in die beiden Unterordnungen der Platyrhinen und Catarhinen ist auf Grund der angeführten streng erblichen Charaktere jetzt allgemein von den Zoologen angenommen und erhält durch die geographische Vertheilung der beiden Gruppen auf die neue und alte Welt eine starke Stütze. Für die Phylogenie der Affen folgt daraus aber unmittelbar der wichtige Schluss, dass von der uralten gemeinsamen Stamm-

form der Affen-Ordnung schon in sehr früher Tertiärzeit zwei divergirende Linien ausgegangen sind, von denen sich die eine über die neue, die andere über die alte Welt verbreitet hat.

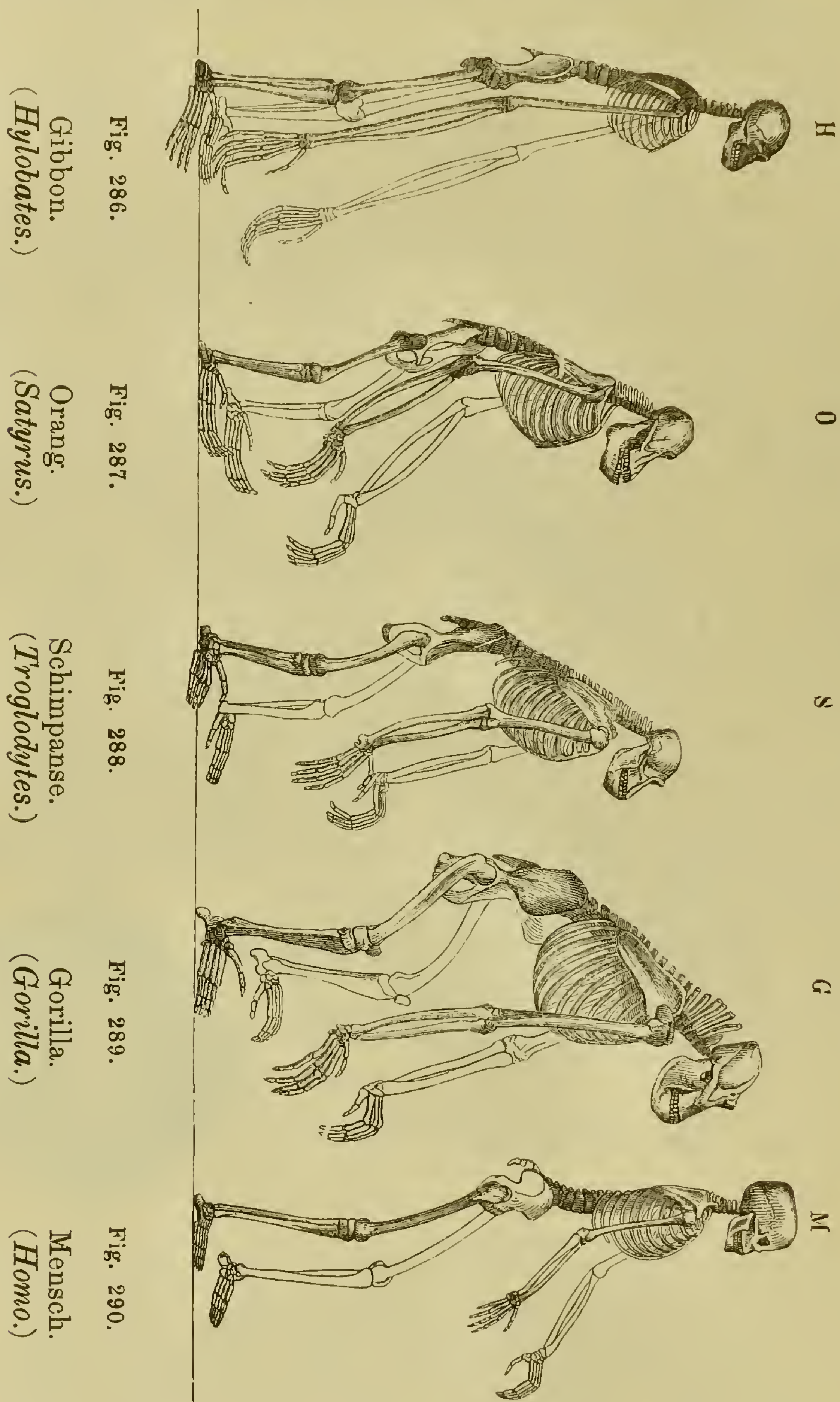


Fig. 286—290. **Skelet des Menschen** (Fig. 290) **und der vier Anthropoiden-Gattungen**: Fig. 286 Gibbon. Fig. 287 Orang. Fig. 288 Schimpanse. Fig. 289 Gorilla. Nach HUXLEY. Vergl. Fig. 282—292.



Fig. 285. **Kopf eines alten männlichen Orang-Utang.** (Aus BREHM's Thierleben.)

Ganz unzweifelhaft sind auf der einen Seite alle Platyrhinen Nachkommen einer gemeinsamen Stammform und ebenso auf der anderen Seite alle Catarhinen; die ersteren sind aber phylogenetisch zugleich als die Stammgruppe der letzteren zu betrachten.

Was folgt nun hieraus für unseren eigenen Stammbaum? Der Mensch besitzt genau dieselben Charaktere, dieselbe eigenthümliche Bildung des Gebisses und der Nase, wie alle Catarhinen, und unterscheidet sich dadurch ebenso durchgreifend von allen Platyrhinen. Wir sind demnach gezwungen, im System der Primaten dem Menschen eine Stellung in der Catarhinen-Gruppe zuzuweisen. Für unsere Stammesgeschichte aber geht daraus hervor, dass der Mensch in directer Blutsverwandtschaft zu den Affen der alten Welt steht, und mit allen übrigen Catarhinen von einer und derselben

gemeinsamen Stammform abzuleiten ist. Der Mensch ist nach seiner ganzen Organisation und nach seinem Ursprunge ein echter Catarhinen-Affe, und ist innerhalb der alten Welt aus einer unbekannten ausgestorbenen Catarhinen-Form entstanden. Hingegen bilden die Affen der neuen Welt oder die Platyrhinen einen älteren divergirenden Zweig unseres Stammbaums, welcher zum Menschengeschlechte nur in entfernteren genealogischen Beziehungen steht.

Wir haben demnach jetzt unseren nächsten Verwandtschafts-Kreis auf die kleine und verhältnissmässig wenig formenreiche Thiergruppe reducirt, welche durch die Unterordnung der Catarhinen oder Ostaffen dargestellt wird. Es würde also schliesslich noch die Frage zu beantworten sein, welche Stellung dem Menschen innerhalb dieser Unterordnung zukommt, und ob sich aus dieser Stellung noch weitere Schlüsse auf die Bildung unserer unmittelbaren Vorfahren ziehen lassen. Für die Beantwortung dieser wichtigen Frage sind die umfassenden und scharfsinnigen Untersuchungen von höchstem Werthe, welche Huxley in den angeführten „Zeugnissen für die Stellung des Menschen in der Natur" über die vergleichende Anatomie des Menschen und der verschiedenen Catarhinen angestellt hat. Es ergiebt sich daraus unzweifelhaft, dass die Unterschiede des Menschen und der höchsten Catarhinen (Gorilla, Schimpanse, Orang) in jeder Beziehung geringer sind als die betreffenden Unterschiede der höchsten und der niedersten Catarhinen (Meerkatze, Makako, Pavian). Ja sogar innerhalb der kleinen Gruppe der schwanzlosen Menschenaffen oder Anthropoiden sind die Unterschiede der verschiedenen Gattungen unter einander nicht geringer als die entsprechenden Unterschiede derselben vom Menschen. Das lehrt Sie schon ein Blick auf die vorstehenden Skelette derselben, wie sie Huxley zusammengestellt hat (Fig. 286—290). Mögen Sie nun den Schädel oder die Wirbelsäule mit dem Rippenkorb, oder die vorderen oder die hinteren Gliedmaassen einzeln vergleichen; oder mögen Sie Ihre Vergleichung auf das Muskel-System, auf das Blutgefäss-System, auf das Gehirn, auf die Placenta u. s. w. ausdehnen, immer kommen Sie bei unbefangener und vorurtheilsfreier Prüfung zu demselben Resultate, dass der Mensch sich nicht in höherem Grade von den übrigen Catarhinen unterscheidet, als die extremsten Formen der letzteren (z. B. Gorilla und Pavian) unter sich verschieden sind. Wir können daher jetzt das bedeutungsvolle, vorher angeführte Huxley'sche Gesetz durch den folgenden wichtigen Satz vervollständigen: „Wir

mögen ein System von Organen vornehmen, welches wir wollen, die Vergleichung ihrer Modificationen in der Catarhinen-Reihe führt uns zu einem und demselben Resultate: dass die anatomischen Verschiedenheiten, welche den Menschen von den höchst entwickelten Catarhinen (Orang, Gorilla, Schimpanse) scheiden, nicht so gross sind, als diejenigen, welche diese letzteren von den niedrigsten Catarhinen (Meerkatze, Makako, Pavian) trennen."

Wir müssen demnach schon jetzt den Beweis, dass der Mensch von anderen Catarhinen abstammt, für vollständig geführt halten. Wenn auch zukünftige Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie der noch lebenden Catarhinen, sowie über die fossilen Verwandten derselben uns noch vielerlei Aufschlüsse im Einzelnen versprechen, so wird doch keine zukünftige Entdeckung jenen wichtigen Satz jemals umstossen können. Natürlich werden unsere Catarhinen-Ahnen eine lange Reihe von verschiedenen Formen durchlaufen haben, ehe schliesslich als vollkommenste Form daraus der Mensch hervorging. Als die wichtigsten Fortschritte, welche diese „Schöpfung des Menschen", seine Sonderung von den nächtverwandten Catarhinen bewirkten, sind zu betrachten: die Angewöhnung an den aufrechten Gang und die damit verbundene stärkere Sonderung der vorderen und hinteren Gliedmaassen, ferner die Ausbildung der articulirten Begriffs-Sprache und ihres Organs, des Kehlkopfes, endlich vor Allem die vollkommenere Entwickelung des Gehirns und seiner Function, der Seele; einen ausserordentlich bedeutenden Einfluss wird dabei die geschlechtliche Zuchtwahl ausgeübt haben, wie Darwin in seinem berühmten Werke über die sexuelle Selection vortrefflich dargethan hat. [162])

Mit Rücksicht auf diese Fortschritte können wir unter unseren Affen-Ahnen mindestens noch vier wichtige Vorfahrenstufen unterscheiden, welche hervorragende Momente in dem welthistorischen Processe der „Menschwerdung" bezeichnen. Als die zweiundzwanzigste Stufe unseres menschlichen Stammbaumes könnten wir zunächst an die Halbaffen die ältesten oder niedersten Platyrhinen von Süd-Amerika anschliessen, mit einem Gebisse von 36 Zähnen; sie haben sich aus den ersteren durch die Ausbildung des charakteristischen Affen-Kopfes, durch die eigenthümliche Umbildung des Gehirns, des Gebisses, der Nase und der Finger entwickelt. Aus diesen eocänen Stamm-Affen sind durch Umbildung

der Nase und Verlust von 4 Lückenzähnen die ältesten Catarhinen oder Ost-Affen hervorgegangen, mit dem menschlichen Gebisse von 32 Zähnen. Diese ältesten Stammformen der ganzen Catarhinen-Gruppe werden jedenfalls noch dicht behaart und mit einem langen Schwanze versehen gewesen sein: Schwanzaffen (*Menocerca*, Fig. 280). Sie haben bereits während der älteren Tertiär-Zeit gelebt und finden sich versteinert im Miocaen. Unter den heute noch lebenden Schwanzaffen sind ihnen vielleicht die Schlankaffen (*Semnopithecus*) am nächsten verwandt[163].



Fig. 291. **Weib des Schimpanse.** (Aus BREHM's Thierleben.)

Als dreiundzwanzigste Stufe unseres Stammbaumes würden wir an diese Schwanzaffen die schwanzlosen Menschenaffen (*Anthropoides*) anzureihen haben, unter welchem Namen bekanntlich neuerdings die höchst entwickelten und dem Menschen am nächsten stehenden Catarhinen der Gegenwart zusammengefasst

werden. Sie entwickelten sich aus den geschwänzten Catarhinen durch den Verlust des Schwanzes, theilweisen Verlust der Behaarung und höhere Ausbildung des Gehirns, die sich auch in der überwiegenden Ausbildung des Gehirnschädels über den Gesichtsschädel ausspricht. Heutzutage leben von dieser merkwürdigen Familie nur noch wenige Arten, die sich auf zwei verschiedene

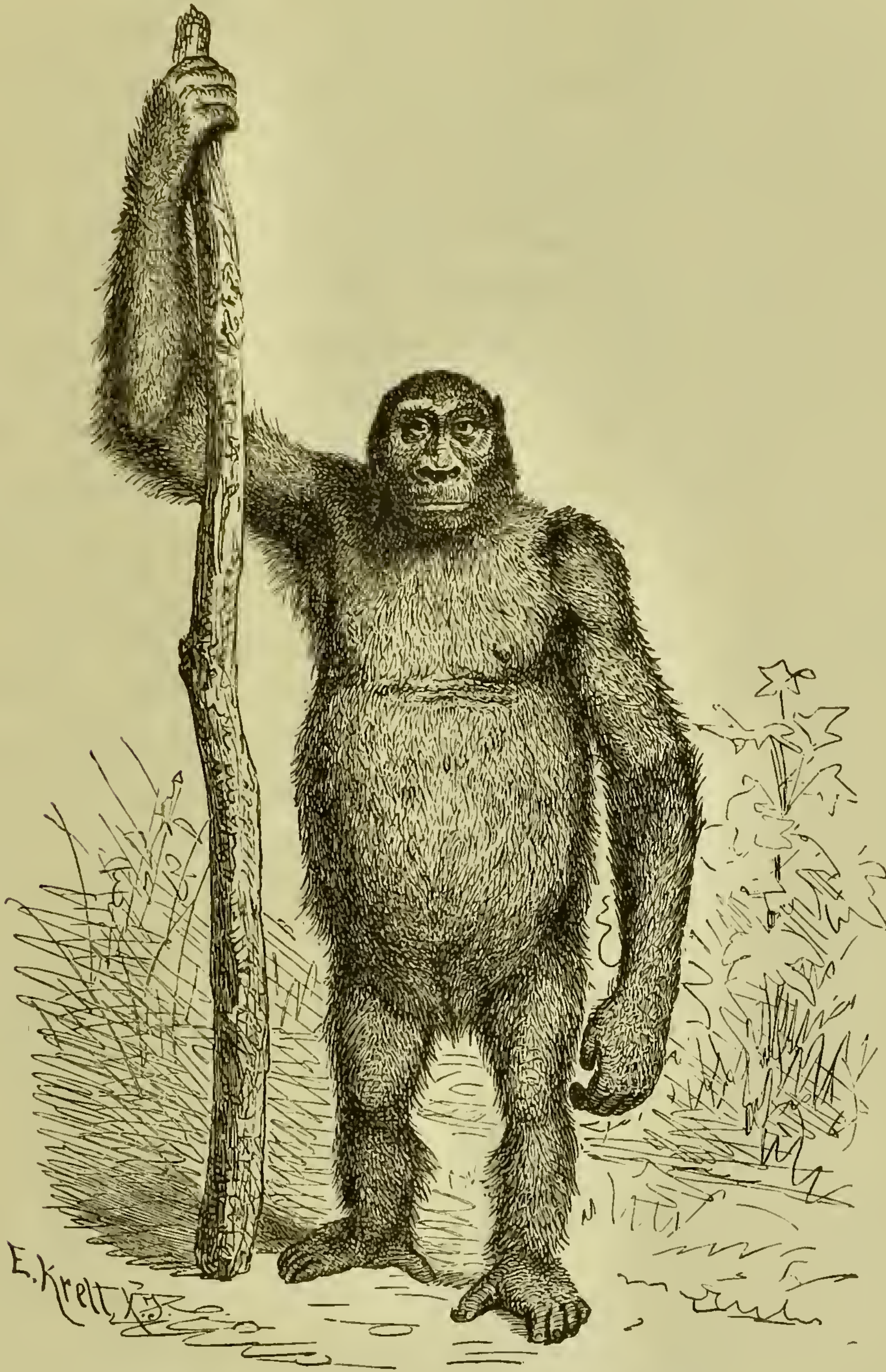


Fig. 292. **Weib des Gorilla.** (Aus BREHM's Thierleben.)

Gruppen, eine afrikanische und eine asiatische vertheilen. Die afrikanischen Menschenaffen sind auf den westlichen Theil des tropischen Afrika beschränkt, wahrscheinlich aber auch in Central-Afrika noch in mehreren Arten verbreitet. Genauer kennen wir nur zwei Arten: den Gorilla (*Pongo gorilla* oder *Gorilla*

gina), den grössten von allen Affen (Fig. 283, 289, 292), und den kleinen Schimpanse (*Pongo troglodytes* oder *Troglodytes niger*), welcher jetzt oft in unseren zoologischen Gärten lebt (Fig. 288, 291). Beide afrikanische Menschenaffen sind schwarz gefärbt und langköpfig (dolichocephal), gleich ihren Landsleuten, den Negern. Hingegen sind die asiatischen Menschenaffen meistens braun oder gelbbraun gefärbt und kurzköpfig (brachycephal), gleich ihren Landsleuten, den Malayen und Mongolen. Der grösste asiatische Menschenaffe ist der bekannte Orang oder Orang-Utang, der auf den Sunda-Inseln (Borneo, Sumatra) einheimisch und braun gefärbt ist. Man unterscheidet neuerdings zwei Arten: den kleinen Orang (*Satyrus morio*) und den grossen Orang (*Satyrus Orang*, Fig. 285, 287). Eine Gattung von kleineren Anthropoiden, die Gibbon (*Hylobates*, Fig. 282, 286) leben auf dem Festlande des südlichen Asiens und auf den Sunda-Inseln; man unterscheidet 4—8 verschiedene Arten derselben. Keiner von diesen lebenden Anthropoiden kann als der absolut menschenähnlichste Affe bezeichnet werden. Der Gorilla steht dem Menschen am nächsten in der Bildung von Hand und Fuss, der Schimpanse in wichtigen Charakteren der Schädelbildung, der Orang in der Gehirn-Entwickelung und der Gibbon in der Entwickelung des Brustkastens. Selbstverständlich gehört kein einziger von allen diesen noch lebenden Menschenaffen zu den directen Vorfahren des Menschengeschlechts; sie alle sind letzte zerstreute Ueberbleibsel eines alten Catarhinen-Zweiges, aus dem als ein besonderes Aestchen nach einer eigenen Richtung hin sich das Menschengeschlecht entwickelt hat. Die vielfachen und höchst interessanten Beziehungen der Menschenaffen zum Menschen hat insbesondere Robert Hartmann (1883) vortrefflich erläutert.

Obgleich nun das Menschengeschlecht (*Homo*) sich ganz unmittelbar an diese Anthropoiden-Familie anschliesst und zweifellos direct aus derselben seinen Ursprung genommen hat, so können wir doch als eine wichtige Zwischenform zwischen beiden und als eine vierundzwanzigste Stufe unserer Ahnenreihe hier noch die Affenmenschen (*Pithecanthropi*) einschalten. Mit diesem Namen habe ich in der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte (VIII. Auflage, S. 709) die „sprachlosen Urmenschen (*Alali*)“ belegt, welche zwar in der allgemeinen Formbeschaffenheit (namentlich in der Differenzirung der Gliedmaassen) bereits als „Menschen“ im gewöhnlichen Sinne auftraten, dennoch aber einer der wichtigsten menschlichen Eigenschaften, nämlich der articulirten Wortsprache und der damit verbundenen höheren Begriffsbildung, ermangelten.

Die durch letztere bedingte höhere Differenzirung des Kehlkopfes und des Gehirns bildete erst den wahren „Menschen“.

Die vergleichende Sprachforschung hat uns neuerdings gezeigt, dass die eigentliche menschliche Sprache polyphyletischen Ursprungs ist, dass wir mehrere (und wahrscheinlich viele) verschiedene Ursprachen unterscheiden müssen, die sich unabhängig von einander entwickelt haben. Auch lehrt uns die Entwickelungsgeschichte der Sprache (und zwar sowohl ihre Ontogenie bei jedem Kinde, wie ihre Phylogenie bei jeder Rasse), dass die eigentliche menschliche Begriffssprache erst allmählich sich entwickelt hat, nachdem bereits der übrige Körper sich in der specifisch-menschlichen Form ausgebildet hatte. Wahrscheinlich trat sogar die Sprachbildung erst ein, nachdem bereits die Divergenz der verschiedenen Menschen-Species oder Rassen stattgefunden hatte, und dies geschah vermuthlich erst im Beginne der Quartär-Zeit oder der Diluvial-Periode. Die Affenmenschen oder Alalen werden daher wohl schon gegen Ende der Tertiär-Zeit, während der Pliocän-Periode, vielleicht sogar schon in der Miocän-Periode existirt haben [164]).

Als die fünfundzwanzigste und letzte Stufe unseres thierischen Stammbaumes würde nun schliesslich der echte oder sprechende Mensch (*Homo*) zu betrachten sein, der sich aus der vorhergehenden Stufe durch die allmähliche Fortbildung der thierischen Lautsprache zur wahren menschlichen Wortsprache entwickelte. Ueber Ort und Zeit dieser wahren „Schöpfung des Menschen“ können wir nur sehr unsichere Vermuthungen aufstellen. Der Ursprung der „Urmenschen“ fand wahrscheinlich während der Diluvial-Zeit in der heissen Zone der alten Welt statt, entweder auf dem Festlande des tropischen Afrika oder Asien, oder auf einem früheren (jetzt unter den Spiegel des Indischen Oceans versunkenen) Continente, der von Ost-Afrika (Madagascar und Abyssinien) bis nach Ost-Asien (Sunda-Inseln und Hinter-Indien) hinüberreichte. Welche gewichtigen Gründe für diese Abstammung des Menschen von anthropoiden Ostaffen sprechen, und wie die Verbreitung der verschiedenen Menschen-Arten und -Rassen von jenem „Paradiese“ aus über die Erdoberfläche ungefähr zu denken ist, habe ich bereits in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ ausführlich erörtert (XXVIII. Vortrag und Taf. XX). Ebendaselbst habe ich auch die Verwandtschafts-Beziehungen der verschiedenen Rassen und Species des Menschen-Geschlechts näher erläutert [165]).

Einunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Haupt-Abschnitte unserer Stammesgeschichte.

Erster Hauptabschnitt unserer Stammesgeschichte.

Die Vorfahren des Menschen sind wirbellose Thiere.

Erste Stufe: **Protozoen-Reihe** (Fig. 16, 231—233).

Die menschlichen Ahnen sind einzellige Urthiere (ursprünglich kernlose Moneren, später echte kernhaltige Zellen, amoebenartig).

Zweite Stufe: **Moraeaden-Reihe** (Fig. 29 *E*, 235; Taf. II, Fig. 3, 15).

Die menschlichen Ahnen sind Coenobien oder Protozoen-Colonien (Synamoebien); sie bestehen aus einer innig verbundenen Gesellschaft von vielen gleichartigen Zellen und besitzen daher den Formwerth von Individuen zweiter Ordnung, von Idorganen (gleich dem Morula-Keime).

Dritte Stufe: **Blastaeaden-Reihe** (Fig. 237, 238).

Die menschlichen Ahnen sind vielzellige Urthiere von der Beschaffenheit der Magosphaeren und Volvocinen, gleichwerthig der ontogenetischen Blastula oder Blastosphaera: Hohlkugeln, deren Wand aus einer einzigen Schicht von flimmernden Zellen besteht (Blastoderm).

Vierte Stufe: **Gastraeaden-Reihe** (Fig. 239—243).

Die menschlichen Ahnen sind Gastraeaden, ähnlich den einfachsten heute noch lebenden Metazoen (Prophysema, Olynthus, Hydra). Ihr Leib besteht bloss aus einem einfachen Urdarm, dessen Wand die beiden primären Keimblätter bilden.

Fünfte Stufe: **Helminthen-Reihe** (Fig. 244—250).

Die menschlichen Ahnen besitzen im Wesentlichen die Organisation von ungegliederten Wurmthieren, anfänglich Platoden (Turbellarien), später Gastrotrichen (Ichthydinen) und Rhynchocoelen (Nemertinen, Enteropneusten). Es entwickeln sich vier secundäre Keimblätter, indem zwei Mittelblätter zwischen den beiden Grenzblättern auftreten (Coelom). Das dorsale Exoderm bildet die Scheitelplatte, Acroganglion.

Sechste Stufe: **Prochordonier-Reihe** (Fig. 230; Taf. X, Fig. 5, 6).

Die menschlichen Ahnen besitzen im Wesentlichen die Organisation eines einfachen ungegliederten Chorda-Thieres (Copelaten und Ascidien-Larven). Zwischen dorsalem Markrohr und ventralem Darmrohr entwickelt sich die ungegliederte Chorda. Die einfachen Coelomtaschen zerfallen durch ein Frontal-Septum in zwei Taschen jederseits: die Dorsal-Tasche (Episomit) bildet eine Muskelplatte, die Ventral-Tasche (Hyposomit) eine Gonade. Kopfdarm mit Kiemenspalten.

Zweiunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Hauptabschnitte unserer Keimesgeschichte.

Erster Hauptabschnitt unserer Keimesgeschichte.

Der Mensch besitzt die Organisation eines wirbellosen Thieres.

Erste Stufe: **Protozoen-Stadium** (Fig. 1, 2, 28).

Der Menschen-Keim bildet eine einfache kugelige Zelle, die Cytula oder Stammzelle (erste Furchungszelle oder befruchtete Eizelle). Einzelliger Keim-Zustand (ursprünglich amoebenartig).

Zweite Stufe: **Morula-Stadium** (Fig. 29 *E*, 235; Taf. II, Fig. 3, 15).

Der Menschen-Keim besteht aus einem kugeligen Haufen von dicht gedrängten einfachen Zellen: Furchungszellen; vergleichbar einer Protozoen-Colonie (einem Coenobium von socialen Urthieren).

Dritte Stufe: **Blastula-Stadium** (Fig. 29 *F*, *G*; Taf. X, Fig. 3, 9).

Der Menschen-Keim bildet eine cenogenetische Modification einer kugeligen Keimblase, einer Hohlkugel, deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht besteht (Keimhaut oder Blastoderm). Die entsprechende palingenetische Form besitzt noch heute Amphioxus (Fig. 211 *C*).

Vierte Stufe: **Gastrula-Stadium** (Fig. 29—70; Taf. X, Fig. 4, 10).

Der Menschen-Keim bildet eine kugelige Epigastrula, jene modificirte Gastrula der höheren Säugethiere, deren Urdarm-Höhle mit der Keimblasenhöhle communicirt (in Folge von Rückbildung des Nahrungsdotters). Der cenogenetische Keim ist aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt, den beiden primären Keimblättern. Die entsprechende palingenetische Form besitzt noch heute der Amphioxus (Fig. 211—214).

Fünfte Stufe: **Coelomula-Stadium** (Fig. 71—94).

Der Menschen-Keim bildet eine kugelige Blase, in deren Wand (im Bezirke der „Keimscheibe") vier secundäre Keimblätter zu unterscheiden sind. Zwischen die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter sind vom Urmunde (oder Primitiv-Streif) aus zwei Mittelblätter hineingewachsen (Parietal-Blatt und Visceral-Blatt der einfachen Coelomtaschen). Das dorsale Exoderm bildet die Medullar-Platte.

Sechste Stufe: **Chordula-Stadium** (Fig. 80—88, 118—120).

Der Menschen-Keim besitzt den Körperbau eines einfachen ungegliederten Chorda-Thieres, als dessen nächste heute lebende Verwandte die Copelaten (Appendicularia) und die Ascidien-Larven erscheinen (Prochordonier). Zwischen dorsalem Markrohr und ventralem Darmrohr entwickelt sich die ungegliederte Chorda. Die einfachen Coelom-Taschen zerfallen durch ein Frontal-Septum in zwei Taschen jederseits: die Dorsal-Tasche („Stamm-Zone") bildet eine Muskelplatte, die Ventral-Tasche („Parietal-Zone") entspricht ursprünglich einer Gonade. Kopfdarm mit Kiemenspalten.

Zweiter Hauptabschnitt unserer Stammesgeschichte.

Die Vorfahren des Menschen sind Wirbelthiere.

Die menschlichen Vorfahren sind Wirbelthiere und besitzen daher den Formwerth einer gegliederten Person oder einer Metameren-Kette. Das Hautsinnesblatt ist in Hornplatte und Markrohr geschieden. Das Hautfaserblatt ist in Lederplatte, Muskelplatte und Skeletplatte zerfallen. Aus dem Darmfaserblatte entsteht das Herz mit den Blutgefässen und die fleischige Darmwand. Das Darmdrüsenblatt bildet die Chorda und das Epithelium des Darmrohres.

Siebente Stufe: **Acranier-Reihe** (Fig. 95—99, 201; Taf. XI, Fig. 15).

Die menschlichen Ahnen sind schädellose Wirbelthiere, ähnlich dem Amphioxus. Der Körper bildet eine Metameren-Kette, da mehrere Ursegmente sich gesondert haben. Der Kopf enthält in der Ventral-Hälfte den Kiemendarm, der Rumpf den Leberdarm. Das Markrohr ist noch einfach. Schädel, Kiefer und Gliedmaassen fehlen.

Achte Stufe: **Cyclostomen-Reihe** (Fig. 251; Taf. XI, Fig. 16).

Die menschlichen Ahnen sind kieferlose Schädelthiere (ähnlich den Myxinoiden und Petromyzonten). Die Zahl der Metameren nimmt zu. Das vordere Ende des Markrohres schwillt blasenförmig an und bildet das Gehirn, welches sich bald in fünf Hirnblasen sondert. Seitlich davon erscheinen die drei höheren Sinnesorgane: Nase, Augen und Gehörbläschen. Kiefer, Gliedmaassen und Schwimmblase fehlen.

Neunte Stufe: **Ichthyoden-Reihe** (Fig. 252—265).

Die menschlichen Ahnen sind fischartige Schädelthiere: I. Urfische (Selachier), II. Schmelzfische (Ganoiden), III. Lurchfische (Dipneusten), IV. Kiemenlurche (Stegocephalen), V. Lungenlurche (Salamandrinen). Die Vorfahren dieser Ichthyoden-Reihe entwickeln zwei Paar Gliedmaassen: ein Paar Vorderbeine (Brustflossen) und ein Paar Hinterbeine (Bauchflossen). Zwischen den Kiemenspalten bilden sich die Kiemenbogen aus; das erste Paar bildet die Kieferbogen (Oberkiefer und Unterkiefer). Aus dem Darmcanal wachsen Schwimmblase (Lunge) und Pancreas hervor.

Zehnte Stufe: **Amnioten-Reihe** (Fig. 266—292).

Die menschlichen Ahnen sind Amnionthiere oder kiemenlose Wirbelthiere: I. Uramnioten (Proreptilien), II. Säugereptilien (Theromoren), III. Ursäuger (Monotremen), IV. Beutelthiere (Marsupialien), V. Halbaffen (Prosimien), VI. Westaffen (Platyrhinen), VII. Ostaffen (Catarhinen); zuerst geschwänzte Catarhinen, später schwanzlose Anthropoiden; hierauf sprachlose Affenmenschen (Alalen); endlich echte sprechende Menschen. Die Vorfahren dieser Amnioten-Reihe entwickeln Amnion und Allantois, und erlangen allmählich die den Säugethieren zukommende und zuletzt die specifisch menschliche Bildung.

Zweiter Hauptabschnitt unserer Keimesgeschichte.

Der Mensch besitzt die Organisation eines Wirbelthieres.

Der Menschen-Keim besitzt den Formwerth einer gegliederten Person oder einer Metameren-Kette. Das Hautsinnesblatt ist in Hornplatte und Markrohr geschieden. Das Hautfaserblatt ist in Lederplatte, Muskelplatte und Skeletplatte zerfallen. Aus dem Darmfaserblatte entsteht das Herz mit den Blutgefässen und die fleischige Darmwand. Das Darmdrüsenblatt bildet die Chorda und das Epithelium des Darmrohres.

Siebente Stufe: **Acranier-Stadium** (Fig. 125, 126).

Der Menschen-Keim besitzt im Wesentlichen die Organisation eines schädellosen Wirbelthieres, ähnlich dem Amphioxus. Der Körper bildet eine Metameren-Kette, da mehrere Ursegmente sich gesondert haben. Der Kopf enthält in der Ventral-Hälfte den Kiemendarm, der Rumpf den Leberdarm. Das Markrohr ist noch einfach. Schädel, Kiefer und Gliedmaassen fehlen.

Achte Stufe: **Cyclostomen-Stadium** (Fig. 127, 128; Taf. IX, Fig. *M* I).

Der Menschen-Keim besitzt im Wesentlichen die Organisation eines kieferlosen Schädelthieres (ähnlich den Myxinoiden und Petromyzonten). Die Zahl der Metameren nimmt zu. Das vordere Ende des Markrohres schwillt blasenförmig an und bildet das Gehirn, welches sich bald in fünf Hirnblasen sondert. Seitlich davon erscheinen die drei höheren Sinnesorgane: Geruchsgruben, Augen und Gehörbläschen. Kiefer, Gliedmaassen und Lunge fehlen.

Neunte Stufe: **Ichthyoden-Stadium** (Fig. 170, 171; Taf. IX, Fig. *M* II).

Der Menschen-Keim besitzt im Wesentlichen die Organisation eines fischartigen Schädelthieres. Die beiden Gliedmaassen-Paare erscheinen in einfachster Form, als flossenartige Knospen: ein Paar Vorderbeine (Brustflossen) und ein Paar Hinterbeine (Bauchflossen). Zwischen den Kiemenspalten bilden sich die Kiemenbogen aus; das erste Paar bildet die Kieferbogen (Oberkiefer und Unterkiefer). Aus dem Darmcanal wachsen Lunge (Schwimmblase) und Pancreas hervor.

Zehnte Stufe: **Amnioten-Stadium** (Taf. IX, Fig. *M* III).

Der Menschen-Keim besitzt im Wesentlichen die Organisation eines Amnionthieres oder kiemenlosen Wirbelthieres. Die Kiemenspalten verschwinden durch Verwachsung. Aus den Kiemenbogen entwickeln sich die Kiefer, das Zungenbein und die Gehörknöchelchen. Der Keim umgiebt sich mit zwei Hüllen (Amnion und Serolemma). Die Harnblase wächst aus dem Keimleibe heraus und bildet die Allantois (später in einem peripherischen Theile die Placenta). Alle Organe des Körpers erlangen allmählich die den Säugethieren zukommende, und zuletzt die specifisch menschliche Bildung.

Dreiunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Organsysteme des Menschen und ihre Entwickelung aus den Keimblättern.

Vier Keimblätter.	Organ-Systeme.	Haupttheile der Organ-Systeme.
I. Sinnesblatt (Ectoblast). Exoderm oder Epiblast. Hautsinnesblatt. — (Aeusseres Grenzblatt.)	1. **Oberhaut (Epidermis)** (Product der Hornplatte, Ceratoblast).	1 a. Hornschicht und Schleimschicht der Oberhaut. 1 b. Aeussere Anhänge (Haare, Nägel). 1 c. Oberhaut-Drüsen (Schweissdrüsen, Talgdrüsen, Milchdrüsen etc.).
	2. **Nervensystem** (Product der Nervenplatte, Neuroblast).	2 a. Centrales Nervensystem (Gehirn und Rückenmark). 2 b. Peripheres Nervensystem (motorische und sensible Nerven).
	3. **Sinnes-Organe** (Sensilla). Producte von 1 und 2.	3 a. Tastkörper und Kolbenkörper. 3 b. Epithel der Mundhöhle. 3 c. Epithel der Nasenhöhle. 3 d. Primäre Augenblasen. 3 e. Gehör-Labyrinth.
II. Muskelblatt (Myoblast). Parietaler Mesoblast. Hautfaserblatt. — (Aeusseres Mittelblatt.)	4. **Lederhaut (Corium)** (Product der Cutisplatte).	4 a. Lederhaut (Corium): Cutis und Subcutis (Parietalblatt der Episomiten). 4 b. Hautskelet (Deckknochen).
	5. **Muskel-System** (Product der Muskelplatte).	5 a. Muskulatur des Stammes. 5 b. Muskulatur der Gliedmaassen.
	6. **Skelet-System** (Product der Skeletplatte, Scleroblast).	6 a. Schädel und Wirbelsäule (Product der Chorda-Scheide). 6 b. Skelet der Gliedmaasen (secundäre Producte der Hyposomiten).
III. Gefässblatt (Angioblast). Visceraler Mesoblast. Darmfaserblatt. — (Inneres Mittelblatt.)	7. **Nieren-System** (Product der Mittelplatte).	7 a. Vornieren (Pronephros). 7 b. Urniere (Mesonephros). 7 c. Dauerniere (Metanephros) [und der (exodermale) Urnierengang].
	8. **Geschlechts-System** (Product der Geschlechtsplatte.	8 a. Geschlechts-Drüsen (Gonaden). 8 b. Geschlechts-Leiter (Gonoducte). 8 c. Begattungs-Organe (Copulativa).
	9. **Gefäss-System** (Product des gesammten Mesoderms (Mesenchym).	9 A. Ventrales (venöses) Hauptgefäss (Principal-Vene und Herz). 9 B. Dorsales Hauptgefäss (Aorta). 9 C. Peripheres Blutgefäss-System. 9 D. Lymphgefäss-System.
	10. **Gekrös-System** (Product des visceral. Mesoderm-Blattes).	10 a. Gekröse, Mesenterium. 10 b. Muskulatur des Darmes. 10 c. Visceral-Skelet.
IV. Drüsenblatt (Endoblast). Entoderm oder Hypoblast. Darmdrüsenblatt. — (Inneres Grenzblatt.)	11. **Chorda dorsalis** (Product des Chordoblastes).	11. Axenstab (Notochorda), medianer Dorsal-Streif der Urdarmwand (nur im Embryo vollständig).
	12. **Darm-Epithelien** (Product des Enteroblastes).	12 a. Epithelien des Kopfdarmes (Schlund, Kiemenbogen, Kehlkopf, Lunge). 12 b. Epithelien des Rumpfdarmes (Magen, Leber, Pancreas, Dünndarm).

Vierundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unseres Nervensystems.

„Die anatomischen Verschiedenheiten zwischen dem Menschen und den höchsten Affen sind von geringerem Werth, als diejenigen zwischen den höchsten und den niedersten Affen. Man kann kaum irgend einen Theil des körperlichen Baues finden, welcher jene Wahrheit besser als Hand und Fuss illustriren könnte; und doch giebt es ein Organ, dessen Studium uns denselben Schluss in einer noch überraschenderen Weise aufnöthigt — und dies ist das Gehirn. Als ob die Natur an einem auffallenden Beispiele die Unmöglichkeit nachweisen wollte, zwischen dem Menschen und den Affen eine auf den Gehirnbau gegründete Grenze aufzustellen, so hat sie bei den letzteren Thieren eine fast vollständige Reihe von Steigerungen des Gehirns gegeben: von Formen an, die wenig höher sind als die eines Nagethieres, bis zu solchen, die wenig niedriger sind als die des Menschen.“

Thomas Huxley (1863).

Animale und vegetale Organe. Producte des Hautsinnesblattes: Oberhaut und Nervensystem. Epidermis und Corium. Haare und Hautdrüsen der Säugethiere. Seelenorgane: Centralmark und Leitungsmark. Gehirn und Rückenmark. Entwickelung der fünf Hirnblasen.

Inhalt des vierundzwanzigsten Vortrages.

Animale und vegetale Organ-Systeme. Ursprüngliche Beziehungen derselben zu den beiden primären Keimblättern. Sinnes-Apparat. Bestandtheile desselben: ursprünglich nur das Exoderm oder Hautblatt; später Hautdecke vom Nervensystem gesondert. Doppelte Function der Haut (Decke und Tastorgan). Oberhaut (Epidermis) und Lederhaut (Corium). Anhänge der Epidermis: Hautdrüsen (Schweissdrüsen, Thränendrüsen, Talgdrüsen, Milchdrüsen); Nägel und Haare. Das embryonale Wollkleid. Haupthaar und Barthaar. Einfluss der geschlechtlichen Zuchtwahl. Einrichtung des Nerven-Systems. Motorische und sensible Nerven. Centralmark: Gehirn und Rückenmark. Zusammensetzung des menschlichen Gehirns (grosses und kleines Gehirn). Vergleichende Anatomie des Centralmarks. Keimesgeschichte des Markrohrs. Sonderung des Medullarrohrs in Gehirn und Rückenmark. Zerfall der einfachen Gehirnblase in fünf hinter einander liegende Hirnblasen: Vorderhirn (Grosshirn); Zwischenhirn (Sehhügel); Mittelhirn (Vierhügel); Hinterhirn (Kleinhirn); Nachhirn (Nackenmark). Verschiedene Ausbildung der fünf Hirnblasen bei den verschiedenen Wirbelthierklassen. Entwickelung des Leitungsmarks oder peripherischen Nervensystems.

Litteratur:

Johannes Müller, 1833. *Handbuch der Physiologie des Menschen* (*IV. Aufl.* 1844). *III. Buch: Physik der Nerven. VI. Buch: Vom Seelenleben.*

Carl Gegenbaur, 1872. *Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels.*

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1873. *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.*

V. Mihalkovics, 1877. *Entwickelungsgeschichte des Gehirns.*

Rabl-Rückhard, 1882, 1883. *Zur Deutung und Entwickelung des Gehirns der Knochenfische.* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

J. W. Van Wijhe, 1882. *Ueber die Mesoderm-Segmente und die Entwickelung der Nerven des Selachier-Kopfes.*

Carl Gegenbaur, 1875. *Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere.* (*Morphol. Jahrb.*, *I. Bd.*, 2. *Heft.*)

Derselbe, 1886. *Zur Kenntniss der Mammar-Organe der Monotremen.*

Wilhelm Wundt, 1874. *Grundzüge der physiologischen Psychologie.* (*III. Aufl.* 1887.)

Charles Darwin, 1872. *Der Ausdruck der Gemüthsbewegungen bei dem Menschen und den Thieren.*

Ernst Haeckel, 1878. *Zellseelen und Seelenzellen.* (*Populäre Vorträge, I. Heft.*)

G. H. Schneider, 1880. *Der thierische Wille. Grundlage einer vergleichenden Willenslehre.*

Wilhelm Preyer, 1881. *Die Seele des Kindes.* (*III. Aufl.* 1890.)

J. Steiner, 1888. *Die Functionen des Centralnerven-Systems und ihre Phylogenese.*

Max Verworn, 1889. *Psycho-physiologische Protisten-Studien.*

Theodor Ziehen, 1891. *Leitfaden der physiologischen Psychologie.*

XXIV.

Meine Herren!

Durch unsere bisherigen Untersuchungen sind wir zu der Erkenntniss gelangt, wie sich aus einer ganz einfachen Anlage, nämlich aus einer einzigen einfachen Zelle, der menschliche Körper im Grossen und Ganzen entwickelt hat. Ebenso das ganze Menschengeschlecht, wie jeder einzelne Mensch, verdankt einer einfachen Zelle seinen Ursprung. Die einzellige Stammform des ersteren wird noch heute durch die einzellige Keimform des letzteren wiederholt. Es erübrigt nun noch, einen Blick auf die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile zu werfen, welche den menschlichen Körper zusammensetzen. Natürlich muss ich mich hier auf die allgemeinsten und wichtigsten Umrisse beschränken, da ein specielles Eingehen auf die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Organe und Gewebe weder durch den diesen Vorträgen zugemessenen Raum, noch durch den Umfang des anatomischen Wissens, welchen ich bei den Meisten von Ihnen voraussetzen darf, gestattet ist. Wir werden bei der Entwickelungsgeschichte der Organe und ihrer Functionen denselben Weg wie bisher verfolgen, nur insofern abweichend, als wir gleichzeitig die Keimesgeschichte und die Stammesgeschichte der Körpertheile in's Auge fassen. Sie haben bei der Entwickelungsgeschichte des menschlichen Körpers im Grossen und Ganzen sich überzeugt, wie uns die Phylogenese überall als Leuchte auf dem dunkeln Wege der Ontogenese dient, und wie wir nur mittelst des rothen Fadens phylogenetischer Verknüpfung im Stande sind, überhaupt uns in dem Labyrinthe der ontogenetischen Thatsachen zurecht zu finden. Ganz ebenso werden wir nun auch bei der Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile verfahren; nur werde ich genöthigt sein, immer gleichzeitig die ontogenetische und die phylogenetische Entstehung der Organe Ihnen vorzuführen. Denn je mehr man auf die Einzelheiten der organischen Entwickelung eingeht, und je genauer

man die Entstehung aller einzelnen Theile verfolgt, desto mehr überzeugt man sich von dem unzertrennlichen Zusammenhang der Keimesentwickelung mit der Stammesentwickelung. Auch die Ontogenie der Organe kann nur durch ihre Phylogenie verstanden und erklärt werden; ebenso wie die Keimesgeschichte der ganzen Körperform (der „Person") nur durch ihre Stammesgeschichte verständlich wird. Jede Keimform ist durch eine entsprechende Stammform bedingt. Das gilt im Einzelnen wie im Ganzen.

Indem wir nun jetzt an der Hand des biogenetischen Grundgesetzes eine allgemeine Uebersicht über die Grundzüge der Entwickelung der einzelnen menschlichen Organe zu gewinnen suchen, werden wir zunächst die animalen und sodann die vegetalen Organ-Systeme des Körpers in Betracht ziehen. Die erste Hauptgruppe der Organe, die animalen Organ-Systeme, bestehen aus dem Sinnes-Apparat und dem Bewegungs-Apparat. Zum Sinnes-Apparat gehören die Hautdecke, das Nervensystem und die Sinnesorgane. Der Bewegungs-Apparat ist aus den passiven Bewegungs-Organen (dem Skelet) und den activen Bewegungs-Organen (den Muskeln) zusammengesetzt. Die zweite Hauptgruppe der Organe, die vegetalen Organ-Systeme, bestehen aus dem Ernährungs-Apparat und dem Fortpflanzungs-Apparat. Zu dem Ernährungs-Apparat gehört vor Allem der Darmcanal mit allen seinen Anhängen, ferner das Gefässsystem und das Nierensystem. Der Fortpflanzungs-Apparat umfasst die verschiedenen Geschlechtsorgane (Keimdrüsen, Keimleiter, Copulations-Organe u. s. w.).

Wie Sie bereits aus den früheren Vorträgen (XI—XIII) wissen, entwickeln sich die animalen Organ-Systeme (die Werkzeuge der Empfindung und Vorstellung) zum grössten Theile aus dem äusseren primären Keimblatte, aus dem Hautblatte. Hingegen entstehen die vegetalen Organ-Systeme (die Werkzeuge der Ernährung und Fortpflanzung) zum grössten Theile aus dem inneren primären Keimblatte, aus dem Darmblatte. Freilich ist dieser fundamentale Gegensatz zwischen der animalen und vegetativen Sphäre des Körpers beim Menschen sowohl, wie bei allen höheren Thieren keineswegs durchgreifend; vielmehr entstehen viele einzelne Theile des animalen Apparates (z. B. der grösste Theil der Muskeln) aus Zellen, welche ursprünglich Abkömmlinge des Entoderms sind; umgekehrt wird ein grosser Theil des vegetativen Apparates (z. B. die Mundhöhle und die Gonoducte) aus Zellen

Vierunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Organ-Apparate des menschlichen Körpers.

(NB. Der Ursprung der einzelnen Organe aus den vier secundären Keimblättern ist durch die römischen Ziffern (I—IV) angedeutet: I. Hautsinnesblatt. II. Hautfaserblatt. III. Darmfaserblatt. IV. Darmdrüsenblatt.

A. Animale Organ-Systeme	a. Sinnes-Apparat *Sensorium*	1. Hautdecke (*Tegumentum*)	Oberhaut	Epidermis I	
			Lederhaut	Corium II	
		2. Centrales Nerven-System	Gehirn	Encephalon	I
			Rückenmarck	Medulla spinalis	
			Markhüllen	Meninges II	
		3. Peripheres Nerven-System	Gehirnnerven	Nervi cerebrales	I
			Rückenmarksnerven	Nervi spinales	
			Eingeweidenerven	Nervi sympathici	
		4. Sinnes-Organe (*Organa sensuum*)	Gefühlsorgan (Haut)	Org. tactus	I + II
			Geschmacksorgan	Org. gustus	
			Geruchsorgan (Nase)	Org. olfactus	
			Gesichtsorgan (Auge)	Org. visus	
			Gehörorgan (Ohr)	Org. auditus	
	b. Bewegungs-Apparat *Motorium*	5. Muskel-System (Active Bewegungsorgane)	Hautmuskeln	Musculi cutanei	II + III
			Skeletmuskeln	Musculi skeleti	
		6. Skelet-System (Passive Bewegungsorgane)	Wirbelsäule	Vertebrarium	
			Schädel	Cranium	
			Gliedmaassen-Skelet	Meloskeleton	
B. Vegetale Organ-Systeme	c. Ernährungs-Apparat *Nutritorium*	7. Darm-System (*Gastroma*)	Verdauungsorgane	O. digestiva	III + IV
			Athmungsorgane	O. respiratoria	
		8. Gefäss-System (*Organa circulationis*)	Leibeshöhle	Coeloma II + III	
			Lymphgefässe	Vasa lymphatica	II + III
			Blutgefässe	Vasa sanguifera	
			Herz	Cor III + IV	
		9. Nieren-System (*Organa urinaria*)	Nieren	Renes II + III	
			Harnleiter	Ureteres I + II	
			Harnblase	Urocystis III + IV	
	b. Fortpflanzungs-Apparat *Propagatorium*	10. Geschlechts-Organe (*Organa sexualia*)	Geschlechtsdrüsen	Gonades	II + III
			(I. Eierstöcke)	(I. Ovaria)	
			(II. Hoden)	(II. Spermaria)	
			Geschlechtsleiter	Gonoductus	I ? + II
			(I. Eileiter)	(I. Oviductus)	
			(II. Samenleiter)	(II. Spermaductus)	
			Copulations-Organe	Copulativa	I + II
			(I. Scheide)	(I. Vagina)	
			(II. Ruthe)	(II. Penis)	

gebildet, welche ursprünglich vom Exoderm abstammen. Ueberhaupt findet ja im höher entwickelten Thierkörper eine so vielfache Durchflechtung, Verschiebung und Verwickelung der verschiedenartigsten Theile statt, dass es oft äusserst schwierig ist, die ursprüngliche Quelle aller einzelnen Bestandtheile anzugeben. Allein im Grossen und Ganzen betrachtet, dürfen wir es als eine sicher gestellte und hochwichtige Thatsache annehmen, dass beim Menschen wie bei allen höheren Thieren, der wichtigste Theil der animalen Organe aus dem Hautblatt oder Exoderm, der überwiegende Theil der vegetativen Organe aus dem Darmblatt oder Entoderm abzuleiten ist. Gerade desshalb hat ja schon Carl Ernst von Baer das erstere als animales und das letztere als vegetatives Keimblatt bezeichnet (vergl. S. 44 und 163).

Als sicheres Fundament dieser einflussreichen Anschauung betrachten wir die Gastrula, jene wichtigste Keimform des Thierreichs, die wir noch heutzutage in der Keimesgeschichte der verschiedensten Thierklassen in gleicher Gestalt wiederfinden. Diese bedeutungsvolle Keimform deutet mit unwiderleglicher Klarheit auf eine gemeinsame Stammform aller Metazoen hin, auf die Gastraea; und bei dieser längst ausgestorbenen Stammform bestand der ganze Thierkörper zeitlebens nur aus den zwei primären Keimblättern, wie es noch heute vorübergehend bei der Gastrula der Fall ist. Bei der Gastraea vertrat das einfache Hautblatt actuell die sämmtlichen animalen Organe und Functionen, und anderseits das einfache Darmblatt alle vegetalen Organe und Functionen; potentiell ist dasselbe noch heute bei der Gastrula der Fall.

Wie die Gastraea-Theorie so im Stande ist, nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung uns über die wichtigsten Verhältnisse in der Entwickelungsgeschichte aufzuklären, davon werden wir uns alsbald überzeugen, wenn wir zunächst den ersten Hauptbestandtheil der animalen Sphäre, den Sinnes-Apparat oder das Sensorium, auf seine Entwickelung untersuchen. Dieser Apparat besteht aus zwei sehr verschiedenen Hauptbestandtheilen, die scheinbar Nichts mit einander zu thun haben: nämlich erstens aus der äusseren Hautbedeckung (*Tegumentum* oder *Derma*) sammt den damit zusammenhängenden Haaren, Nägeln, Schweissdrüsen u. s. w.; und zweitens aus dem innerlich gelegenen Nervensystem. Letzteres umfasst sowohl das Central-Nervensystem (Gehirn und Rückenmark), als auch die peripheren Gehirnnerven und Rückenmarksnerven,

endlich auch die Sinnesorgane. Im ausgebildeten Wirbelthierkörper liegen diese beiden Hauptbestandtheile des Sensoriums weit getrennt: die Hautdecke ganz aussen am Körper, das Central-Nervensystem ganz innen. Nur durch einen Theil des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane hängt das letztere mit der ersteren zusammen. Dennoch entsteht, wie wir bereits aus der Keimesgeschichte des Menschen wissen, das Markrohr aus dem Hautblatt. Diejenigen Organe unseres Körpers, welche die vollkommensten Functionen des Thierleibes vermitteln: die Functionen des Empfindens, des Wollens, des Denkens — mit einem Worte die Organe der Psyche, des Seelenlebens — entwickeln sich aus der äusseren Hautbedeckung.

Diese merkwürdige Thatsache erscheint, für sich allein betrachtet, so wunderbar, unerklärlich und paradox, dass man sie lange Zeit hindurch zu leugnen versuchte. Den zuverlässigsten embryologischen Beobachtungen entgegen stellte man die falsche Behauptung auf, dass sich das Central-Nervensystem nicht aus dem äussersten Keimblatte, sondern aus einer besonderen, darunter gelegenen Zellenschicht entwickele. Indessen liess sich die ontogenetische Thatsache nicht wegbringen, und jetzt, wo wir sie im Lichte der Stammesgeschichte betrachten, erscheint sie uns gerade umgekehrt als ein ganz natürlicher und nothwendiger Vorgang. Wenn man nämlich über die historische Entwickelung der Seelen- und Sinnesthätigkeiten nachdenkt, so muss man nothwendig zu der Vorstellung kommen, dass die denselben dienenden Zellen ursprünglich an der äusseren Oberfläche des Thierkörpers gelegen haben müssen. Nur solche äusserlich gelegene Elementar-Organe konnten die Eindrücke der Aussenwelt unmittelbar aufnehmen und vermitteln. Später zog sich dann allmählich unter dem Einflusse der natürlichen Züchtung derjenige Zellencomplex der Haut, der vorzugsweise „empfindlich“ wurde, in das geschütztere Innere des Körpers zurück und bildete hier die erste Grundlage eines nervösen Central-Organs. In Folge weiterer Sonderung wurde dann die Differenz und der Abstand zwischen der äusseren Hautdecke und dem davon abgeschnürten Central-Nervensystem immer grösser, und endlich standen beide nur noch durch die leitenden peripherischen Empfindungs-Nerven in bleibender Verbindung.

Mit dieser Auffassung steht auch der vergleichend-anatomische Befund in vollständig befriedigendem Einklang. Die vergleichende Anatomie lehrt uns, dass sehr viele niedere Thiere noch kein Nerven-System besitzen, trotzdem sie die Functionen des Empfindens

und Wollens ähnlich wie die höheren Thiere ausüben. Bei den einzelligen Urthieren oder Protozoen, die überhaupt noch keine Keimblätter bilden, fehlt selbstverständlich das Nerven-System ebenso, wie die Hautdecke. Aber auch in der zweiten Hauptabtheilung des Thierreichs, bei den Darmthieren oder Metazoen, ist anfänglich noch gar kein Nerven-System vorhanden. Die Functionen desselben werden durch die einfache Zellenschicht des Exoderms vertreten, welches die niederen Darmthiere unmittelbar von der Gastraea ererbt haben (Fig. 293 *e*). So verhält es sich bei den niedersten Pflanzenthieren: den Gastraeaden, den Physemarien, den Schwämmen oder Spongien (Fig. 239—243); ferner bei den niederen Nesselthieren, den hydroiden Polypen, die sich nur wenig über die Gastraeaden erheben. Wie die vegetativen Functionen derselben durch das einfache Darmblatt, so werden die animalen Functionen hier durch das einfache Hautblatt vollzogen. Die einfache Zellenschicht des Exoderm ist hier Hautdecke, Locomotions-Apparat und Nerven-System zugleich.

Erst bei den höher entwickelten Metazoen, bei denen die Sinnesthätigkeit und deren Werkzeuge schon weiter fortgebildet sind, erfolgt in Zusammenhang damit auch eine Arbeitstheilung der Exodermzellen: Gruppen von empfindlichen Nervenzellen sondern sich ab von den gemeinen Oberhaut-Zellen; sie ziehen sich in das geschütztere Gewebe der mesodermalen Unterhaut zurück und bilden hier besondere Nervenknoten (*Ganglia*). Schon bei den Plattenthieren (*Platodes*), namentlich den Strudelwürmern (*Turbellaria*), treffen wir ein selbstständiges Nervensystem an, welches sich von der äusseren Hautdecke gesondert und abgeschnürt hat. Das ist der oberhalb des Schlundes gelegene „obere Schlundknoten", das Scheitelhirn oder *Acroganglion* (Fig. 295 *g*). Aus dieser einfachen Grundlage hat sich das complicirte Central-Nervensystem aller höheren Thiere entwickelt. Bei den höheren Würmern, z. B. beim Regenwurm, ist die erste Anlage des Central-Nervensystems (Fig. 294 *n*) eine locale Verdickung des Hautsinnesblattes (*hs*), welche sich später ganz von der Hornplatte abschnürt. Bei niederen Helminthen bleibt das Scheitelhirn in der Oberhaut liegen, so bei den Gastrotrichen (Fig. 247). Aber auch das Markrohr der Wirbelthiere hat denselben Ursprung. Sie wissen bereits aus unserer Keimesgeschichte, dass auch dieses „Medullarrohr", als die Grundlage des Central-Nervensystems, sich ursprünglich aus dem äusseren Keimblatte entwickelt.

Lassen Sie uns jetzt zunächst die Entwickelungs-Verhältnisse der menschlichen Hautdecke mit ihren verschiedenen Anhängen, den Haaren und Drüsen, näher ins Auge fassen. Diese äussere Decke (*Derma* oder *Tegumentum*) spielt in physiologischer Beziehung eine

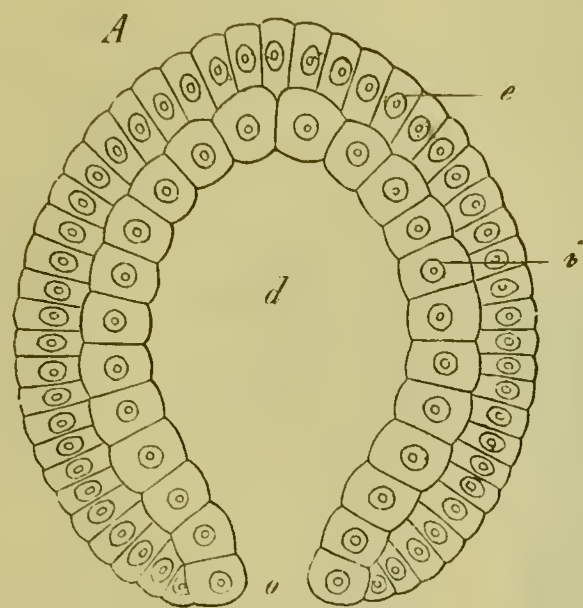


Fig. 293.

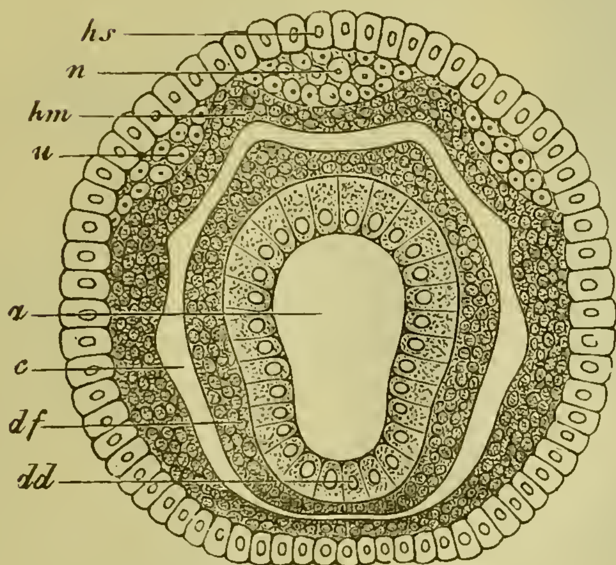


Fig. 294.

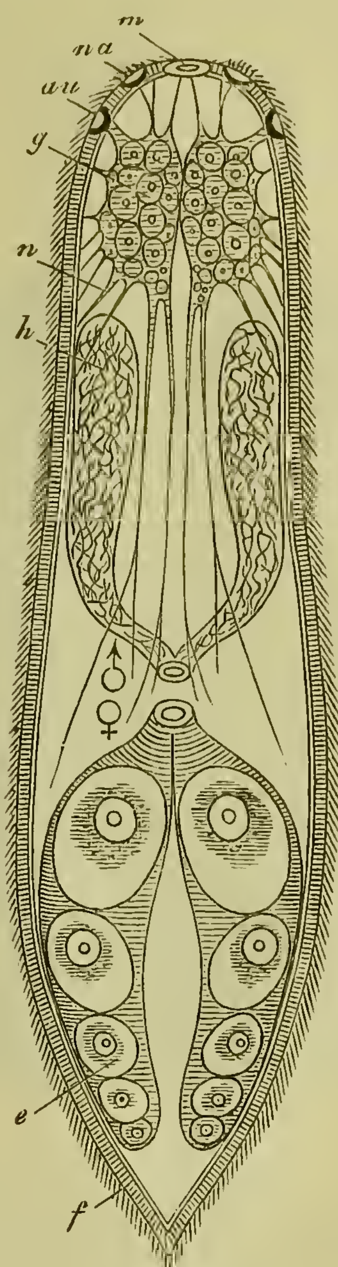


Fig. 295.

Fig. 293. **Gastrula von Gastrophysema** (Klasse der Gastraeaden).

Fig. 294. **Querschnitt durch den Embryo eines Regenwurmes.** *hs* Hautsinnesblatt. *hm* Hautfaserblatt. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *a* Darmhöhle. *c* Leibeshöhle oder Coelom. *n* Nervenknoten. *u* Urnieren.

Fig. 295. **Ein Strudelwurm** (*Rhabdocoelum*). Von dem Gehirn oder oberen Schlundknoten (*g*) strahlen Nerven (*n*) aus und gehen an die Haut (*f*), die Augen (*au*), die Geruchsorgane (*na*) und den Mund (*m*). *h* Hoden. *e* Eierstöcke.

doppelte und wichtige Rolle. Erstens ist die Haut die allgemeine Schutzdecke (*Integumentum commune*), welche die gesammte Oberfläche des Körpers überzieht und eine schützende Hülle für alle übrigen Theile bildet. Als solche vermittelt sie zugleich auch einen gewissen Stoffaustausch zwischen dem Körper und der um-

gebenden atmosphärischen Luft (Ausdünstung oder Hautathmung, Perspiration). Zweitens ist die Haut das älteste und ursprünglichste Sinnesorgan; das allgemeine Gefühlsorgan, welches die Empfindung der umgebenden Temperatur und des Druckes oder Widerstandes der berührenden Körper vermittelt.

Die Haut des Menschen ist, wie die Haut aller höheren Thiere, aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen zusammengesetzt: aus der äusseren Oberhaut und der darunter gelegenen Lederhaut. Die äussere Oberhaut (*Epidermis*) ist bloss aus einfachen Zellen zusammengesetzt und enthält keine Blutgefässe (Fig. 296 *a*, *b*). Sie entwickelt sich aus dem primären äusseren Keimblatte, aus dem Hautsinnesblatte, und zwar unmittelbar aus der Hornplatte desselben. Die Lederhaut oder Unterhaut hingegen

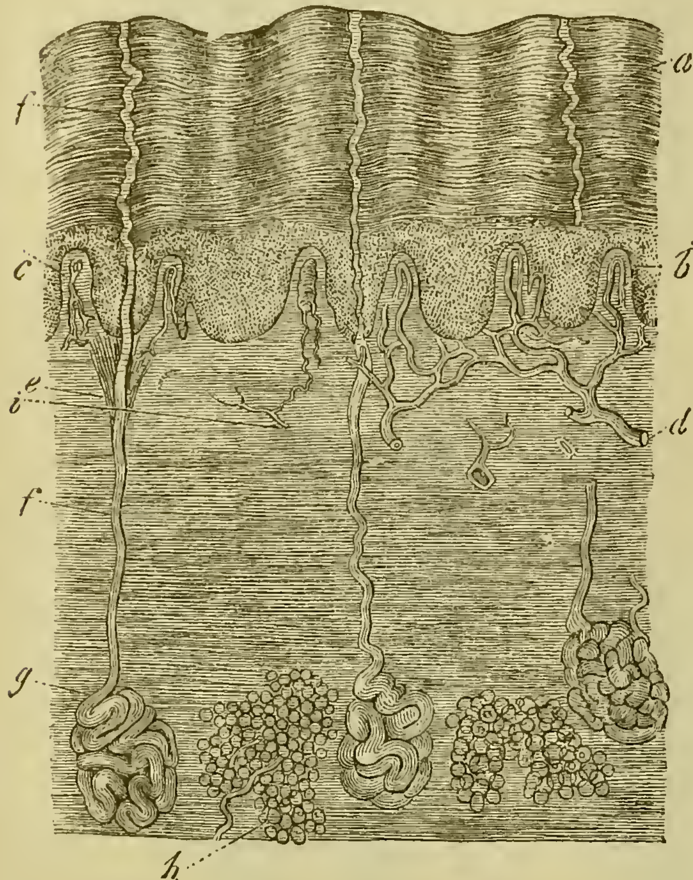


Fig. 296 Die menschliche Haut im senkrechten Durchschnitt (nach Ecker), stark vergrössert. *a* Hornschicht der Oberhaut. *b* Schleimschicht der Oberhaut. *c* Wärzchen oder Papillen der Lederhaut. *d* Blutgefässe derselben. *ef* Ausführgänge der Schweissdrüsen (*g*). *h* Fettträubchen der Lederhaut. *i* Nerv, oben in ein Tastkörperchen übergehend.

(*Corium*, *Hypodermis*) besteht grösstentheils aus Bindegewebe, enthält zahlreiche Blutgefässe und Nerven und hat einen ganz anderen Ursprung. Sie entsteht nämlich aus der äussersten parietalen Schicht des mittleren Keimblattes, aus dem Hautfaserblatte. Die Lederhaut ist viel dicker als die Oberhaut. In ihren tieferen Schichten (in der „*Subcutis*“) liegen viele Haufen von Fettzellen (Fig. 296 *h*). Ihre oberflächlichste Schicht (die eigentliche „Cutis“ oder die Papillarschicht) bildet fast auf der ganzen Oberfläche des Körpers eine Menge von kegelförmigen, mikroskopischen Wärzchen oder Papillen, welche in die darüber gelegene Oberhaut hineinragen (*c*). Diese „Tastwärzchen oder Gefühlswärzchen“ enthalten die feinsten Empfindungsorgane der Haut, die „Tastkörperchen“. Andere Wärzchen enthalten bloss Endschlingen der ernährenden Blutgefässe der Haut (*c*, *d*). Die verschiedenen Theile der Leder-

haut entstehen durch Arbeitstheilung aus den ursprünglich gleichartigen Zellen der Lederplatte oder Cutisplatte, der äussersten Spaltungslamelle des mesodermalen Hautfaserblattes (Fig. 140 *hpr*, Fig. 154, 155 *cp*; Taf. IV und V, *l*)[166].

Ebenso entwickeln sich sämmtliche Bestandtheile und Anhänge der Oberhaut (*Epidermis*) durch Differenzirung aus den gleichartigen Zellen der Hornplatte (Fig. 297). Schon sehr frühzeitig sondert sich die einfache Zellenlage dieser Hornplatte in zwei verschiedene Schichten. Die innere weichere Schicht (Fig. 296 *b*) wird als Schleimschicht, die äussere härtere (*a*) als Hornschicht der Oberhaut bezeichnet. Diese Hornschicht wird beständig an der Oberfläche abgenutzt und abgestossen; neue Zellenschichten treten durch Nachwachsen der darunter gelegenen Schleimschicht

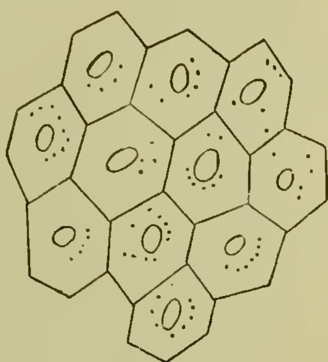


Fig. 297.

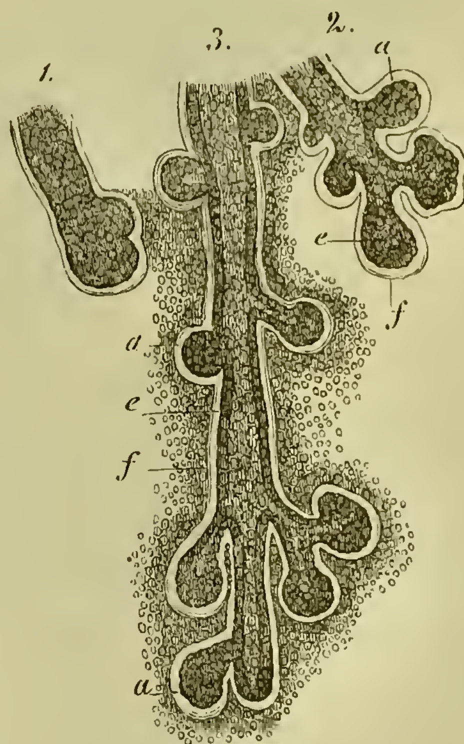


Fig. 298.

Fig. 297. **Oberhaut-Zellen** eines menschlichen Embryo von zwei Monaten. Nach Kölliker.

Fig. 298. **Thränendrüsen-Anlagen** eines menschlichen Embryo von 4 Monaten (nach Kölliker). 1 jüngste Anlage in Gestalt eines einfachen soliden Zapfens. 2, 3 weiter entwickelte Anlagen, die sich verästeln und im Inneren aushöhlen. *a* solide Sprossen. *e* Zellenauskleidung der hohlen Sprossen. *f* Anlage der faserigen Hülle, welche später die Lederhaut um die Drüsen bildet.

der Oberhaut an ihre Stelle. Anfänglich bildet die Oberhaut eine ganz einfache Decke der Körperoberfläche. Später aber entwickeln sich aus derselben verschiedene Anhänge, theils nach innen, theils nach aussen hin. Die inneren Anhänge sind die Drüsen der Haut: Schweissdrüsen, Talgdrüsen u. s. w. Die äusseren Anhänge sind die Haare und Nägel.

Die Drüsen der Hautdecke sind ursprünglich weiter Nichts als solide zapfenförmige Wucherungen der Oberhaut, welche sich in die darunter gelegene Lederhaut einsenken (Fig. 298 $_1$). Erst später entsteht im Innern dieser soliden Zapfen ein Canal ($_2$, $_3$), entweder indem die centralen Zellen erweicht und aufgelöst werden,

oder indem Flüssigkeit im Inneren abgeschieden wird. Einige Hautdrüsen bleiben unverästelt, so namentlich die Schweissdrüsen (Fig. 296 *efg*). Diese Drüsen, welche den Schweiss absondern, werden zwar sehr lang und bilden am Ende einen aufgewundenen Knäuel; aber sie verzweigen sich niemals; ebenso die Ohrenschmalzdrüsen, welche das fettige Ohrenschmalz absondern. Die meisten anderen Hautdrüsen treiben Sprossen und verästeln sich, so namentlich die am oberen Augenlide gelegenen Thränendrüsen, welche die Thränen absondern (Fig. 298), ferner die Talgdrüsen, welche die fettige Hautschmiere oder den Hauttalg liefern, und welche meistens in die Haarbälge einmünden. Schweissdrüsen und Talgdrüsen kommen nur den Säugethieren zu. Hingegen finden sich Thränendrüsen bei allen drei Amnioten-Klassen vor, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren. Den niederen Wirbelthieren fehlen sie.

Sehr merkwürdige Hautdrüsen, welche bei allen Säugethieren, aber auch ausschliesslich nur bei diesen, vorkommen, sind die Milchdrüsen (*Glandulae mammales*, Fig. 299, 300). Sie liefern die Milch zur Ernährung des neugeborenen Säugethieres. Trotz ihrer ausserordentlichen Grösse sind diese wichtigen Gebilde doch weiter Nichts als mächtige Talgdrüsen der Haut (Taf. V, Fig. 16 *md*). Die Milch entsteht ebenso durch Verflüssigung der fetthaltigen Milchzellen im Inneren der verästelten Milchdrüsenschläuche (Fig. 299 *c*), wie der Hauttalg und das Haarfett durch Auflösung der fetthaltigen Talgzellen im Inneren der Hauttalgdrüsen. Die Ausführgänge der Milchdrüsen erweitern sich zu sackartigen Milchgängen (*b*), welche sich wieder verengern (*a*) und in der Zitze oder Brustwarze durch 16—24 feine Oeffnungen getrennt ausmünden. Die erste Anlage dieser grossen zusammengesetzten Drüse ist ein ganz einfacher konischer Zapfen der Oberhaut, der in die Lederhaut hineinwächst und sich verästelt. Noch beim neugeborenen Kinde besteht sie nur aus 12—18 strahlig gestellten Läppchen (Fig. 300). Allmählich verästeln sich diese, ihre Ausführgänge höhlen sich aus und erweitern sich, und zwischen den Läppchen sammeln sich reichliche Fettmassen an. So entsteht die hervorragende weibliche Brust (*Mamma*), auf deren Höhe sich die zum Saugen angepasste Zitze oder Brustwarze (*Mammilla*) erhebt[167]). Diese letztere entsteht erst später, nachdem die Milchdrüse bereits angelegt ist; und diese ontogenetische Erscheinung ist desshalb von hohem Interesse, weil die älteren Säugethiere (die Stammformen der ganzen Klasse) überhaupt noch keine Warzen zum Milchsaugen

besassen. Die Milch trat hier einfach aus einer ebenen, siebförmig durchlöcherten Stelle der Bauchhaut hervor, wie es noch heute bei den niedersten lebenden Säugethieren, bei den eierlegenden Gabelthieren Australiens, der Fall ist. Hier leckt das junge Thier die Milch der Mutter ab, statt sie zu saugen. Man kann daher diese Monotremen geradezu als Zitzenlose (*Amasta*) bezeichnen. Bei vielen niederen Säugethieren finden sich zahlreiche Milchdrüsen, welche an verschiedenen Stellen der Bauchseite sitzen. Beim menschlichen Weibe sind gewöhnlich nur ein Paar Milchdrüsen vorn

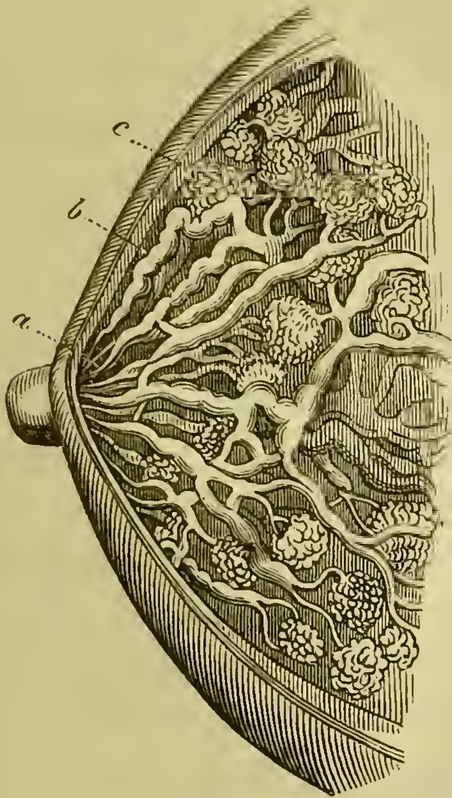


Fig. 299.

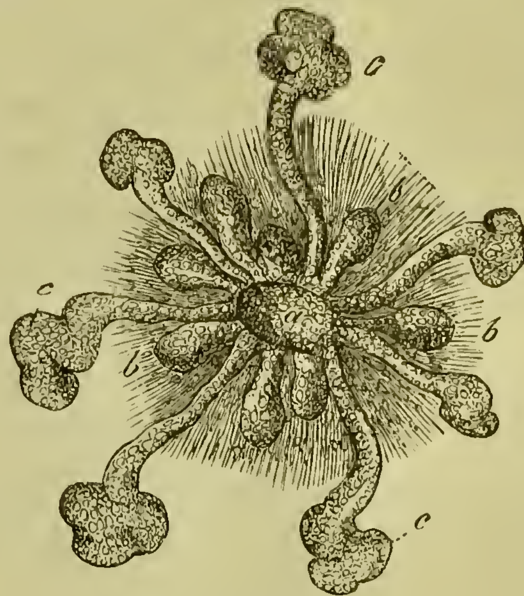


Fig. 300.

Fig. 299. **Die weibliche Brust** (*Mamma*) im senkrechten Durchschnitt. *c* traubenförmige Drüsenläppchen. *b* erweiterte Milchgänge. *a* verengerte Ausführgänge, welche durch die Brustwarze münden. Nach H. Meyer.

Fig. 300. **Milchdrüse des Neugeborenen.** *a* ursprüngliche Central-Drüse; *b* kleinere und *c* grössere Sprossen derselben. Nach Langer.

an der Brust vorhanden, und ebenso bei den Affen, Fledermäusen, Elephanten und einigen anderen Säugethieren. Bisweilen treten aber auch beim menschlichen Weibe zwei Paar hinter einander liegende Brustdrüsen (oder selbst noch mehr) auf, und das ist als Rückschlag in eine ältere Stammform zu deuten. Bisweilen sind dieselben auch beim Manne wohl entwickelt und zum Säugen tauglich, während sie gewöhnlich beim männlichen Geschlecht nur als rudimentäre Organe ohne Function existiren. Auch überzählige Brustwarzen des Mannes sind keine seltenen Atavismen.

Aehnlich wie die Hautdrüsen als locale Wucherungen der Oberhaut nach innen hinein, so entstehen die Hautanhänge, die wir Nägel und Haare nennen, als locale Wucherungen derselben nach aussen. Die Nägel (*Ungues*), welche als wichtige Schutz-

gebilde an der Rückenfläche des empfindlichsten Theiles unserer Gliedmaassen, der Zehenspitzen und Fingerspitzen, auftreten, sind Horngebilde der Epidermis, deren Besitz wir mit den Affen theilen. Die niederen Säugethiere besitzen an deren Stelle meistens Krallen, die Hufthiere dagegen Hufe. Die Stammform der Säugethiere besass unstreitig Krallen oder Klauen; solche treten in der ersten Anlage schon beim Salamander auf. Sehr entwickelt sind hornige Krallen bei den meisten Reptilien (Fig. 266, S. 568), und von einem Zweige dieser Klasse, von den Theromoren, haben die Mammalien sie geerbt. Ebenso wie die Hufe der Hufthiere, so sind auch die Nägel der Affen und Menschen aus den Krallen der älteren Säugethiere entstanden. Beim menschlichen Embryo erscheint die erste Anlage der Nägel (zwischen Hornschicht und Schleimschicht der Oberhaut) erst im vierten Monate. Aber erst am Ende des sechsten Monats tritt ihr Rand frei hervor.

Die interessantesten und wichtigsten Anhänge der Oberhaut sind die Haare, welche für die ganze Klasse der Säugethiere wegen ihrer eigenthümlichen Zusammensetzung und Entstehungsweise als ganz charakteristische Gebilde gelten müssen. Allerdings finden sich Haare auch bei vielen niederen Thieren sehr verbreitet vor, z. B. bei den Insecten und Würmern. Allein diese Haare, ebenso wie die Haare der Pflanzen, sind fadenförmige Anhänge der Oberfläche, welche durch ihre charakteristische feinere Structur und Entwickelungsart von den Haaren der Säugethiere ganz verschieden sind. Oken nannte desshalb letztere mit Recht „Haarthiere“. Die Haare des Menschen, wie aller übrigen Säugethiere, sind lediglich aus eigenthümlich differenzirten und angeordneten Epidermis-Zellen zusammengesetzt. In ihrer ersten Anlage beim Embryo erscheinen sie als solide zapfenförmige Einsenkungen der Oberhaut in die darunter liegende Lederhaut, ganz ähnlich den Einsenkungen der Talg- und Schweissdrüsen. Wie bei den letzteren ist der einfache Zapfen anfangs aus gewöhnlichen Epidermis-Zellen zusammengesetzt. Im Inneren dieses Zapfens sondert sich bald eine centrale festere Zellenmasse von kegelförmiger Gestalt. Diese wächst beträchtlich in die Länge, löst sich von der umgebenden Zellenmasse („Wurzelscheide“), bricht endlich nach aussen durch und tritt als Haarschaft frei über die Oberfläche hervor. Der in der Hauteinsenkung (dem „Haarbalg“) verborgene innerste Theil ist die Haarwurzel, umgeben von der Wurzelscheide. Der Durchbruch der ersten Haare beim menschlichen Embryo erfolgt zu Ende des fünften und im Beginn des sechsten Monats.

Gewöhnlich ist der Embryo des Menschen während der letzten drei bis vier Monate der Schwangerschaft mit einem dichten Ueberzuge von feinen Wollhaaren bedeckt. Dieses embryonale Wollkleid (*Lanugo*) geht theilweise schon während der letzten Wochen des Embryolebens, jedenfalls aber bald nach der Geburt verloren und wird durch das dünnere bleibende Haarkleid ersetzt. Die bleibenden späteren Haare wachsen aus Haarbälgen hervor, die aus der Wurzelscheide des abfallenden Wollhaares hervorsprossen. Gewöhnlich bedecken die embryonalen Wollhaare beim menschlichen Embryo den ganzen Körper mit Ausnahme der Handflächen und der Fusssohlen. Diese Theile bleiben beständig nackt, wie sie auch bei allen Affen und den meisten anderen Säugethieren unbehaart bleiben. Nicht selten weicht das Wollkleid des Embryo durch seine Farbe auffallend von der späteren bleibenden Haarbedeckung ab. So kommt es z. B. bei unserem indogermanischen Stamme bisweilen vor, dass Kinder von blonden Eltern bei der Geburt zum Schrecken dieser letzteren mit einem dunkelbraunen oder selbst schwarzen Wollpelze bedeckt erscheinen. Erst nachdem dieser abgestossen ist, treten die bleibenden blonden Haare auf, welche das Kind von den Eltern geerbt hat. Bisweilen bleibt der dunkle Pelz noch mehrere Wochen oder selbst Monate nach der Geburt erhalten. Dieses merkwürdige Wollkleid des Menschen-Keims ist ein Erbstück von den Affen, unseren uralten, langhaarigen Vorfahren.

Nicht minder bemerkenswerth ist es, dass viele von den höheren Affen in der dünnen Behaarung einzelner Körperstellen sich bereits dem Menschen nähern. Bei den meisten Affen, namentlich bei den höheren Catarhinen, ist das Gesicht grösstentheils oder ganz nackt, oder nur so dünn und kurz behaart wie beim Menschen. Wie bei diesem, ist auch bei jenen meistens der Hinterkopf durch stärkere Behaarung ausgezeichnet, und die Männchen haben oft einen starken Backenbart und Kinnbart (vergl. Fig. 280—292). Hier wie dort ist diese Zierde des männlichen Geschlechts jedenfalls durch sexuelle Selection erworben. Bei manchen Affen ist die Brust und die Beugeseite der Gelenke sehr dünn behaart, viel spärlicher als der Rücken und die Streckseite der Gelenke. Andererseits werden wir auch nicht selten durch die zottige Behaarung der Schultern, des Rückens und der Streckseiten der Extremitäten überrascht, welche wir bei einzelnen Männern unseres indogermanischen und des semitischen Stammes wahrnehmen. Bekanntlich ist starke Behaarung des Gesichts oder des ganzen Körpers in einzelnen Familien von Haarmenschen erblich, wie

auch die relative Stärke des Wuchses von Kopfhaar und Barthaar, sowie die besondere Beschaffenheit des letzteren sich auffallend in vielen Familien vererbt. Diese ausserordentlichen Verschiedenheiten in der totalen und partiellen Behaarung des Körpers, die nicht allein bei Vergleichung der verschiedenen Menschen-Rassen, sondern auch bei Vergleichung vieler Familien einer Rasse höchst auffallend erscheinen müssen, erklären sich einfach daraus, dass das Haarkleid des Menschen im Ganzen ein rudimentäres Organ ist, eine unnütze Erbschaft, welche er von den stärker behaarten Affen übernommen hat. Der Mensch gleicht darin dem Elephanten, dem Rhinoceros, dem Nilpferd, den Walfischen und anderen Säugethieren verschiedener Ordnungen, die ebenfalls ihr ursprüngliches Haarkleid durch Anpassung ganz oder grösstentheils verloren haben.

Dasjenige Anpassungs-Verhältniss, durch welches beim Menschen der Haarwuchs an den meisten Körperstellen zurückgebildet, an einzelnen Stellen aber conservirt oder selbst besonders stark ausgebildet wurde, war höchst wahrscheinlich die geschlechtliche Zuchtwahl. Wie Darwin in seinem Buche über die „Abstammung des Menschen" sehr einleuchtend gezeigt hat, ist gerade in dieser Beziehung die sexuelle Selection sehr einflussreich gewesen. Indem die männlichen anthropoiden Affen bei ihrer Brautwahl die wenigst behaarten Affen-Weibchen bevorzugten, diese letzteren aber denjenigen Bewerbern den Vorzug gaben, die sich durch besonders schönen Bart und Kopfhaar auszeichneten, wurde die gesammte Behaarung allmählich zurückgebildet, hingegen Bart und Kopfhaar auf eine höhere Stufe der Vollendung gehoben. Ausserdem können jedoch auch klimatische Verhältnisse, Lebensgewohnheiten oder andere, uns unbekannte Anpassungen den Verlust des Haarkleides begünstigt haben [168]).

Dafür, dass unser menschliches Haarkleid direct von den anthropoiden Affen geerbt ist, dafür legt nach Darwin ein interessantes Zeugniss auch die Richtung der rudimentären Haare auf unseren Armen ab, welche sonst gar nicht erklärbar ist. Es sind nämlich sowohl am Oberarm als am Unterarm die Haare mit ihrer Spitze gegen den Ellbogen gerichtet. Hier stossen sie in einem stumpfen Winkel zusammen. Diese auffallende Anordnung findet sich ausser beim Menschen nur noch bei den anthropoiden Affen, beim Gorilla, Schimpanse, Orang und mehreren Gibbon-Arten. Bei anderen Gibbon-Arten sind die Haare sowohl am Unterarm als am Oberarm gegen die Hand hin gerichtet, wie bei den übrigen Säugethieren. Jene

merkwürdige Eigenthümlichkeit der Anthropoiden und des Menschen lässt sich einfach durch die Annahme erklären, dass unsere gemeinsamen affenartigen Vorfahren sich gewöhnt hatten (wie es noch heute jene menschenähnlichen Affen gewöhnt sind!), beim Regen die Hände über dem Kopfe oder um einen Zweig über demselben zusammenzulegen. Die Richtung der Haare nach abwärts gegen den Ellbogen begünstigte in dieser Lage das Ablaufen des Regens. So erzählt uns noch heute die Richtung der Härchen an unserem Unterarm von jener nützlichen Gewohnheit unserer Affen-Ahnen.

Die vergleichende Anatomie und Ontogenie weist uns bei genauerer Untersuchung der Hautdecke und ihrer Anhänge noch eine ganze Anzahl von solchen wichtigen „Schöpfungs-Urkunden" nach, welche die directe Vererbung derselben von der Hautdecke der Affen beweisen. Haut und Haar haben wir zunächst von den anthropoiden Affen geerbt, wie diese es von den niederen Affen und letztere wiederum von niederen Säugethieren durch Erbschaft überkommen haben. Dasselbe gilt nun aber auch von dem anderen hochwichtigen Organ-System, welches aus dem Hautsinnesblatte sich entwickelt: vom Nervensystem und den Sinnesorganen. Auch dieses höchst entwickelte Organ-System, welches die vollkommensten Lebensfunctionen, die Seelenthätigkeiten, vermittelt, haben wir zunächst von den Affen und weiterhin von niederen Säugethieren geerbt.

Das Nervensystem des Menschen, wie aller anderen Wirbelthiere, stellt in ausgebildetem Zustande einen höchst verwickelten Apparat dar, dessen anatomische Einrichtung und dessen physiologische Thätigkeit man im Allgemeinen mit derjenigen eines ausgedehnten elektrischen Telegraphen-Systems vergleichen kann. Als Hauptstation fungirt das Centralmark oder Central-Nervensystem, dessen zahllose „Ganglien-Zellen" (Fig. 9, S. 111) durch verästelte Ausläufer sowohl unter einander als mit unzähligen feinsten Leitungsdrähten zusammenhängen. Letztere sind die peripherischen, überall verbreiteten „Nervenfasern"; sie stellen zusammen mit ihren Endapparaten, den Sinnesorganen u. s. w. das Leitungsmark oder das peripherische Nervensystem dar. Theils leiten sie als sensible Nervenfasern die Empfindungs-Eindrücke der Haut und anderer Sinnesorgane zum Centralmark; theils überbringen sie als motorische Nervenfasern die Willensbefehle des letzteren den Muskeln.

Das Central-Nervensystem oder das Centralmark (*Medulla centralis*) ist das eigentliche Organ der Seelenthätigkeit

im engeren Sinne. Mag man sich nun die innere Verbindung dieses Organes und seiner Functionen denken, wie man will, so steht jedenfalls so viel fest, dass die eigenthümlichen Leistungen desselben, die wir als Empfinden, Wollen und Denken bezeichnen, beim Menschen wie bei allen höheren Thieren unabänderlich an die normale Entwickelung jenes materiellen Organs gebunden sind. Wir werden daher von vornherein auf die Entwickelungsgeschichte des letzteren besonders gespannt sein dürfen. Da diese uns allein die wichtigsten Aufschlüsse über die Natur unserer „S e e l e“ geben kann, wird sie unser höchstes Interesse beanspruchen. Denn wenn sich das Centralmark ganz ebenso beim menschlichen Embryo wie

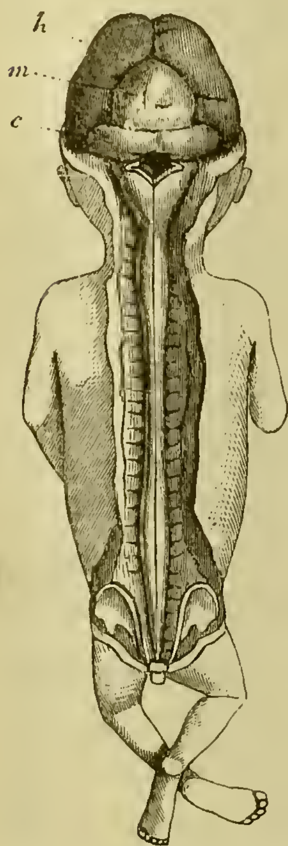


Fig. 301.

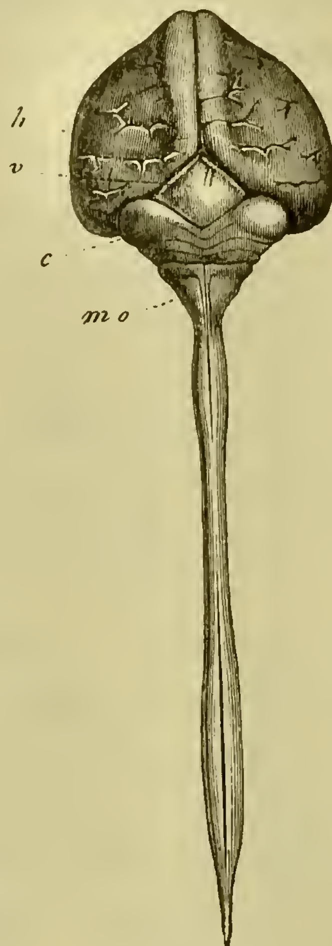


Fig. 302.

Fig. 301. Menschlicher Embryo von drei Monaten, in natürlicher Grösse, von der Rückenseite, mit blossgelegtem Hirn und Rückenmark. Nach KÖLLIKER. *h* Halbkugeln des Grosshirns (Vorderhirn). *m* Vierhügel (Mittelhirn). *c* Kleinhirn (Hinterhirn); unter letzterem das dreieckige Nackenmark (Nachhirn).

Fig. 302. **Centralmark eines menschlichen Embryo** von vier Monaten, in natürlicher Grösse, von der Rückenseite. Nach KÖLLIKER. *h* grosse Halbkugeln. *v* Vierhügel. *c* Kleinhirn. *mo* Nackenmark: darunter das Rückenmark.

beim Embryo aller anderen Säugethiere entwickelt, so kann auch die Abstammung des menschlichen Seelenorgans von demselben Centralorgan anderer Säugethiere und weiterhin niederer Wirbelthiere keinem Zweifel unterliegen. Niemand wird daher die ungeheure Tragweite gerade dieser Entwickelungs-Erscheinungen leugnen können.

Um diese richtig zu würdigen, müssen wir ein paar Worte über die allgemeine Form und über die anatomische Zusammensetzung des entwickelten menschlichen Centralmarks vorausschicken. Dasselbe besteht, wie das Central-Nervensystem aller anderen Schädelthiere, aus zwei verschiedenen Hauptbestandtheilen: erstens aus dem K o p f-

mark oder Gehirn (*Medulla capitis* oder *Encephalon*) und zweitens aus dem Rückenmark (*Medulla spinalis* oder *Notomyelon*). Das erstere ist in dem knöchernen Schädel oder der „Hirnschale“ eingeschlossen, das letztere in dem knöchernen „Rückgratcanal oder Wirbelcanal“, der durch die Reihe der hinter einander gelegenen siegelringförmigen Wirbel gebildet wird. (Vergl. Taf. V, Fig. 16 *m.*) Von dem Gehirn gehen 12 Paar Kopfnerven ab, von dem Rückenmark 31 Paar Rückenmarksnerven für den übrigen Körper. Das Rückenmark erscheint für die grobe anatomische Betrachtung als ein cylindrischer Strang, welcher sowohl oben in der Halsgegend (am letzten Halswirbel) als unten in der Lendengegend (am ersten Lendenwirbel) eine spindelförmige Anschwellung besitzt (Fig. 301, 302). An der Halsschwellung gehen die starken Nerven der oberen, an der Lendenschwellung diejenigen der unteren Gliedmaassen vom Rückenmark ab. Oben geht letzteres durch das Nackenmark (*Medulla oblongata*, Fig. 302 *mo*) in das Gehirn über. Das Rückenmark ist zwar anscheinend eine dichte Masse von Nervensubstanz; jedoch enthält es in seiner Axe einen sehr engen Canal, der oben in die weiteren Hirnhöhlen übergeht und gleich diesen mit klarer Flüssigkeit erfüllt ist.

Das Gehirn bildet eine ansehnliche, den grössten Theil der Schädelhöhle erfüllende Nervenmasse von höchst verwickeltem feinerem Bau, welche für die gröbere Betrachtung zunächst in zwei Hauptbestandtheile zerfällt: das grosse und kleine Gehirn (*Cerebrum* und *Cerebellum*). Das grosse Gehirn liegt mehr vorn und oben und zeigt an seiner Oberfläche die bekannten charakteristischen Windungen und Furchen (Fig. 303, 304). Auf der oberen Seite zerfällt dasselbe durch einen tiefen Längsschlitz in zwei Seitenhälften, die grossen Hemisphären; und diese sind durch eine Querbrücke, den Hirnbalken (*Corpus callosum*) mit einander verbunden. Durch einen tiefen Querspalt ist dieses grosse Gehirn (*Cerebrum*) von dem kleinen (*Cerebellum*) getrennt. Das letztere liegt mehr hinten und unten, und zeigt an seiner Oberfläche ebenfalls zahlreiche, aber viel feinere und regelmässigere Furchen, dazwischen gekrümmte Wülste (Fig. 303 unten). Auch das kleine Gehirn zerfällt durch einen Längseinschnitt in zwei Seitenhälften, die „kleinen Hemisphären“; diese hängen oben durch ein wurmförmiges Mittelstück, den sogenannten Hirnwurm (*Vermis*), unten durch eine Querbrücke (*Pons Varoli*) zusammen (Fig. 303, VI).

Die vergleichende Anatomie und Ontogenie lehrt uns nun aber, dass das Gehirn beim Menschen, wie bei allen anderen Schädel-

thieren, ursprünglich nicht aus zwei, sondern aus fünf verschiedenen, hinter einander gelegenen Hauptbestandtheilen zusammengesetzt ist. Diese treten beim Embryo sämmtlicher Cranioten, von den Cyclostomen und Fischen bis zum Menschen hinauf, ursprünglich ganz in derselben Form auf, nämlich als fünf hinter einander gelegene Blasen. So gleich aber diese erste Anlage, so verschieden ist ihre spätere Ausbildung. Beim Menschen und bei allen höheren

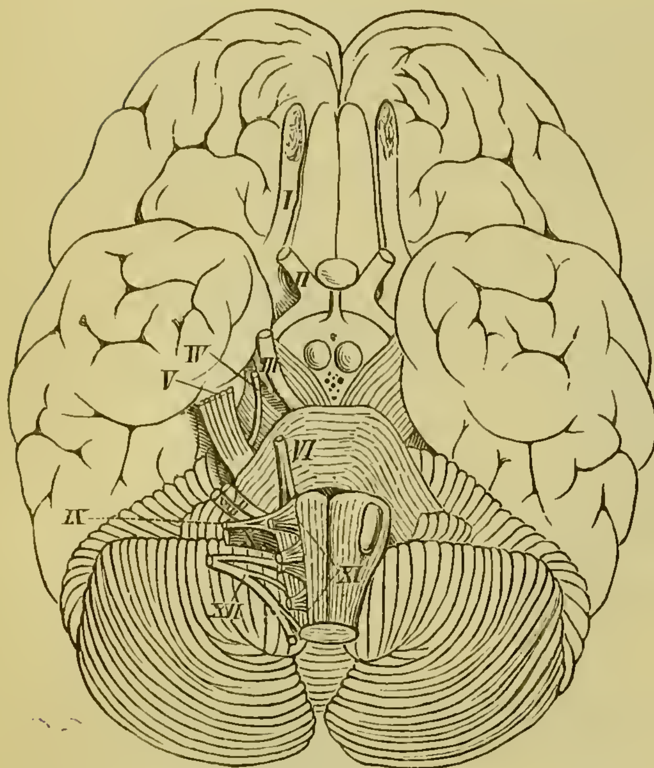


Fig. 303.



Fig. 304.

Fig. 303. **Das menschliche Gehirn**, von der unteren Seite betrachtet. Nach H. Meyer. Oben (vorn) ist das grosse Gehirn mit den weitläufigen verzweigten Furchen, unten (hinten) das kleine Gehirn mit den engen parallelen Furchen sichtbar. Die römischen Ziffern bezeichnen die Wurzeln der zwölf Hirnnerven-Paare in der Reihenfolge von vorn nach hinten.

Fig. 304. **Das menschliche Gehirn**, von der linken Seite betrachtet. Nach H. Meyer. Die Furchen des grossen Gehirns sind durch dicke fette, die Furchen des kleinen Gehirns durch feinere Linien bezeichnet. Unter letzterem ist das Nackenmark sichtbar. f_1—f_3 Stirnwindungen. *C* Centralwindungen. *S* Sylvische Spalte. *T* Schläfenspalte. *Pa* Scheitelläppchen. *An* Winkelläppchen. *Po* Hinterhauptspalte.

Säugethieren entwickelt sich die erste von diesen fünf Blasen, das Vorderhirn, so übermächtig, dass es im reifen Zustande dem Umfang und Gewicht nach den bei weitem grössten Theil des ganzen Gehirns bildet. Nicht allein die grossen Halbkugeln gehören dazu, sondern auch der mächtige Balken, welcher letztere als Querbrücke verbindet, ferner die Riechlappen, von denen die Geruchsnerven abgehen, sowie die meisten derjenigen Gebilde, welche an der Decke und am Boden der grossen Seitenhöhlen im Inneren der beiden Halbkugeln liegen; so namentlich die grossen Streifenkörper. Hingegen gehören die nach innen zwischen letzteren gelegenen beiden Seh-

hügel schon zu der zweiten Hauptabtheilung, die sich aus dem Zwischenhirn entwickelt; ebendahin gehören die unpaare dritte Hirnhöhle und die Gebilde, welche als Trichter, grauer Hügel und Zirbel bezeichnet werden. Hinter diesen Theilen finden wir mitten zwischen Grosshirn und Kleinhirn versteckt einen kleinen, aus zwei Paar Höckern zusammengesetzten Knoten, den man wegen einer oberflächlichen, letztere trennenden Kreuzfurche den Vierhügel genannt hat (*Corpus quadrigeminum*, Fig. 301 *m*, 302 *v*). Obgleich dieser kleine Vierhügel beim Menschen und den höheren Säugethieren nur sehr unbedeutend ist, bildet er doch einen besonderen dritten Hauptabschnitt, der bei niederen Wirbelthieren umgekehrt vorzugsweise entwickelt ist: das Mittelhirn. Als vierte Hauptabtheilung folgt darauf das Hinterhirn oder das „kleine Gehirn" (*Cerebellum*) im engeren Sinne, mit dem unpaaren mittleren Theile, dem „Wurm", und den paarigen Seitentheilen, den „kleinen Halbkugeln" (Fig. 302 *c*). Endlich folgt auf diese als fünfter und letzter Hauptabschnitt das Nackenmark oder das „verlängerte Mark" (*Medulla oblongata*, Fig. 302 *mo*), welches die unpaare vierte Hirnhöhle und die benachbarten Theile (Pyramiden, Oliven, Strangkörper) enthält. Dieses Nackenmark geht unten unmittelbar in das Rückenmark über. Der enge Centralcanal des Rückenmarks setzt sich oben in die rautenförmig erweiterte vierte Hirnhöhle des Nackenmarks fort, deren Boden die Rautengrube bildet. Von da führt ein enger Gang, die sogenannte „Sylvische Wasserleitung", durch den Vierhügel hindurch zur dritten Hirnhöhle, die zwischen beiden Sehhügeln liegt, und diese steht wieder mit den beiden paarigen Seitenhöhlen in Zusammenhang, welche rechts und links in den grossen Halbkugeln liegen. So stehen also alle Hohlräume des Centralmarks in unmittelbarer Verbindung. Im Einzelnen haben alle die genannten Theile des Gehirns eine unendlich verwickelte feinere Structur, auf welche wir hier nicht eingehen können. Obgleich dieselbe beim Menschen und den höheren Wirbelthieren viel complicirter als bei den niederen Klassen ist, entsteht sie doch bei sämmtlichen Schädelthieren aus der nämlichen Grundlage, nämlich aus den einfachen fünf Hirnblasen der ursprünglichen Keim-Anlage. (Vergl. Taf. VI—IX, S. 352.)

Lassen Sie uns nun, ehe wir die individuelle Entwickelung des complicirten Gehirnbaues aus dieser einfachen Blasenreihe in's Auge fassen, zum besseren Verständniss noch einen vergleichenden Seitenblick auf die niederen Thiere werfen, welche kein solches Gehirn besitzen. Da treffen wir schon bei den schädellosen Wirbelthieren,

beim Amphioxus, wie Sie bereits wissen, gar kein eigentliches Gehirn an. Das ganze Centralmark bildet hier bloss einen einfachen cylindrischen Strang, welcher der Länge nach durch den Körper hindurchgeht und vorn fast ebenso einfach endet wie hinten: ein einfaches Medullarrohr (Taf. XI, Fig. 15 *m*). Dasselbe einfache Markrohr trafen wir aber bereits in der ersten Anlage bei der Ascidien-Larve an (Taf. X, Fig. 5 *m*), und zwar in derselben charakteristischen Lage, oberhalb der Chorda. Bei genauerer Betrachtung fanden wir jedoch schon in diesen beiden, nahe verwandten Thieren eine kleine blasenförmige Anschwellung am vorderen Ende des Markrohrs vor: die erste Andeutung einer Sonderung des Medullarrohrs in Gehirn (m_1) und Rückenmark (m_2). Bei den ausgestorbenen Urwirbelthieren war diese Sonderung wahrscheinlich stärker ausgesprochen und das Gehirn mehr blasenförmig aufgetrieben (Fig. 95—99, S. 256). Das Gehirn ist phylogenetisch älter als das Rückenmark, da sich der Rumpf erst nach dem Kopf entwickelt hat. Wenn wir nun die unleugbare Verwandtschaft der Ascidien mit den Wurmthieren in Betracht ziehen und uns erinnern, dass wir alle Chordathiere von niederen Helminthen ableiten können, so ergiebt sich klar, dass das einfache Centralmark der ersteren dem einfachen Nervenknoten gleichbedeutend ist, welcher bei den niederen Würmern über dem Schlunde liegt und desshalb seit langer Zeit den Namen „Oberschlundknoten" führt (*Ganglion pharyngeum superius*); besser wird derselbe als Urhirn oder Scheitelhirn (*Acroganglion*) bezeichnet; Bei den Strudelwürmern besteht das ganze Nervensystem nur aus diesem einfachen Knotenpaar, welches auf der Rückenseite des Körpers liegt, und von welchem Nervenfäden an die verschiedenen Körpertheile ausstrahlen (Fig. 295 *g*, *n*). Offenbar ist dieser Oberschlundknoten der niederen Würmer die einfache Grundlage, aus der sich das complicirte Centralmark der höheren Thiere entwickelt hat. Durch Verlängerung des Scheitelhirns auf der Rückenseite ist das Markrohr der Chordonier entstanden, welches ausschliesslich den Wirbelthieren und Mantelthieren eigenthümlich ist. Hingegen hat sich bei allen übrigen Thieren das Central-Nervensystem in ganz anderer Weise aus dem oberen Schlundknoten entwickelt; insbesondere ist bei den Gliederthieren zu letzterem ein Schlundring mit Bauchmark hinzugekommen. Auch die Weichthiere haben einen Schlundring, während dieser den Wirbelthieren durchaus fehlt. Bei den Wirbelthieren allein hat eine Fortentwickelung des Centralmarks auf der Rückenseite, bei

den Gliederthieren hingegen gerade umgekehrt auf der Bauchseite des Körpers stattgefunden. Schon diese fundamentale Thatsache beweist, dass keine directe Verwandtschaft zwischen den Vertebraten und Articulaten besteht. Die unglücklichen Versuche, das Rückenmark der ersteren aus dem Bauchmark der letzteren abzuleiten, sind völlig misslungen (vergl. S. 328, 351, 504).

Wenn wir nun die Keimesgeschichte des menschlichen Nervensystems betrachten, so haben wir vor Allem von der hochwichtigen, Ihnen bereits bekannten Thatsache auszugehen, dass die erste Anlage desselben beim Menschen wie bei allen anderen Wirbelthieren durch das einfache Markrohr gebildet wird, und dass dieses in der Mittellinie des sohlenförmigen Keimschildes sich vom äusseren Keimblatte abschnürt. Wie Sie sich erinnern werden, entsteht zuerst in der Mitte des sandalenförmigen Keimschildes die geradlinige Medullarfurche (Fig. 124—128). Beiderseits derselben wölben sich ihre beiden parallelen Ränder in Form der Rückenwülste oder Markwülste empor. Diese krümmen sich mit ihren freien oberen Rändern gegen einander und verwachsen dann zu dem geschlossenen Markrohr (Fig. 129—132). Anfangs liegt dieses Medullarrohr unmittelbar unter der Hornplatte; später aber kommt es ganz nach innen zu liegen, indem von rechts und links her die oberen Ränder der Urwirbelplatten zwischen Hornplatte und Markrohr hineinwachsen, sich über letzterem vereinigen und so dasselbe in einen völlig geschlossenen Canal betten. Wie Gegenbaur sehr treffend bemerkt, „muss diese allmählich erfolgende Einbettung in das Innere des Körpers hierbei als ein mit der fortschreitenden Differenzirung und der damit erlangten höheren Potenzirung erworbener Vorgang gelten, durch den das für den Organismus werthvollere Organ in das Innere des ersteren geborgen wird.“ (Vergl. Fig. 138—141, sowie Taf. IV und V, S. 320.)

Jedem denkenden und unbefangenen Menschen muss es als eine höchst wichtige und folgenschwere Thatsache erscheinen, dass unser Seelenorgan gleich demjenigen aller anderen Schädelthiere, auf ganz dieselbe Weise und in ganz derselben einfachsten Form angelegt wird, in welcher dasselbe beim niedersten Wirbelthiere, beim Amphioxus, zeitlebens verharrt (Taf. XI, Fig. 15 *m*). Schon bei den Cyclostomen, also eine Stufe über den Acraniern, beginnt frühzeitig das vordere Ende des cylindrischen Markrohres sich in Gestalt einer birnförmigen Blase aufzublähen, und das ist die erste Anlage eines selbstständigen Gehirns (Taf. XI, Fig. 16 m_1). Damit sondert sich das Centralmark der Wirbelthiere zuerst deutlich

in seine beiden Hauptabschnitte, Gehirn (m_1) und Rückenmark (m_2), entsprechend den beiden Hauptabschnitten des Körpers, Kopf und Rumpf. Schon beim Amphioxus und der Ascidien-Larve (Taf. X, Fig. 5) ist die erste schwache Andeutung dieser wichtigen Sonderung zu bemerken.

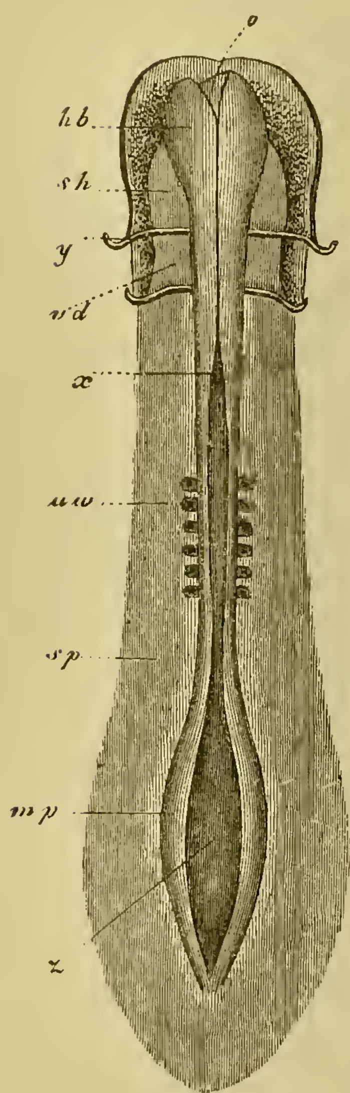


Fig. 305.

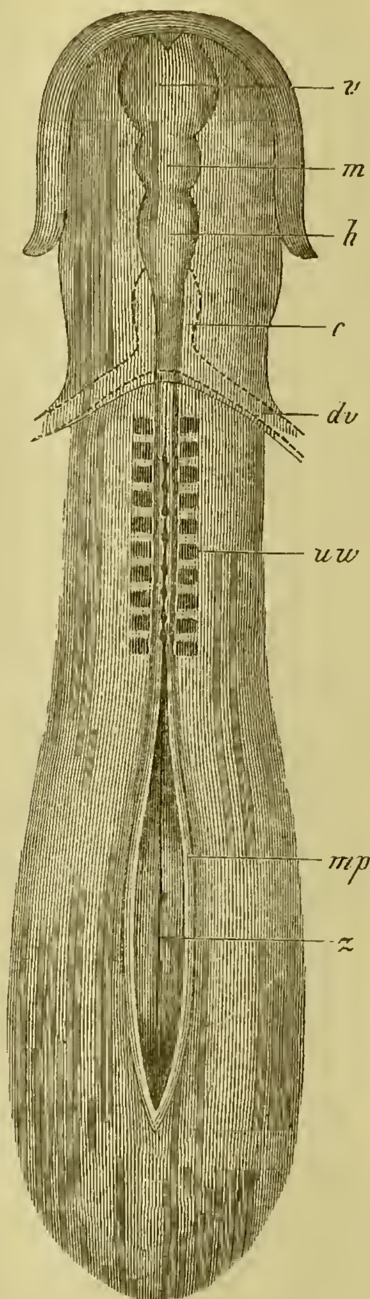


Fig. 306.

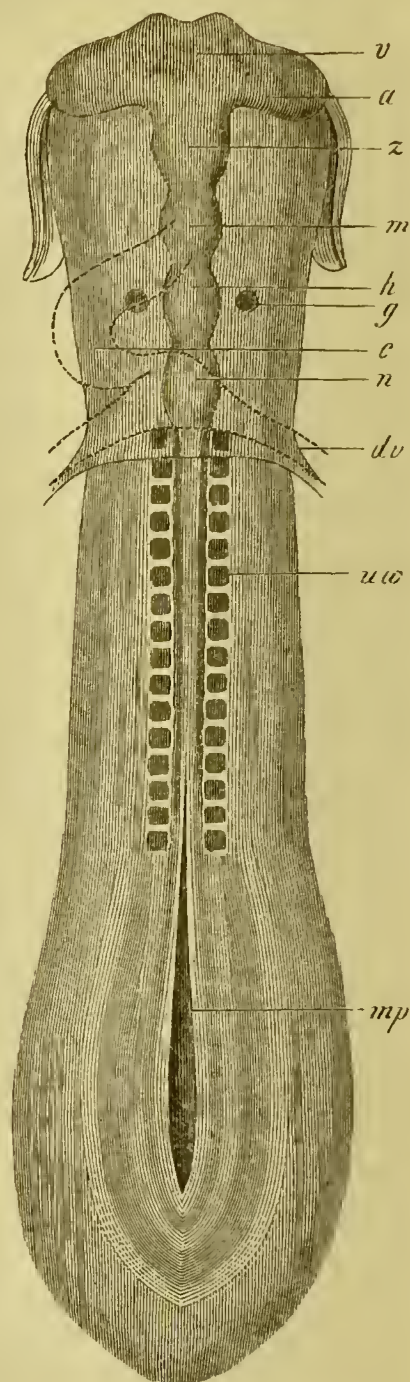


Fig. 307.

Fig. 305—307. **Sohlenförmiger Keimschild des Hühnchens**, in drei aufeinander folgenden Stufen der Entwickelung, von der Rückenfläche gesehen, ungefähr 20mal vergrössert, etwas schematisch. Fig. 305 mit 6 Urwirbelpaaren. Gehirn eine einfache Blase (*hb*). Markfurche von *x* an noch weit offen; hinten bei *z* sehr erweitert. *mp* Markplatten. *sp* Seitenplatten. *y* Grenze zwischen Schlundhöhle (*sh*) und Vorderdarm (*vd*). Fig. 306 mit 10 Urwirbel-Paaren. Gehirn in drei Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn, *m* Mittelhirn, *h* Hinterhirn. *c* Herz. *dv* Dottervenen. Markfurche hinten noch weit offen (*z*). *mp* Markplatten. Fig. 307 mit 16 Urwirbel-Paaren. Gehirn in fünf Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn. *z* Zwischenhirn. *m* Mittelhirn. *h* Hinterhirn. *n* Nachhirn. *a* Augenblasen. *g* Gehörblasen. *c* Herz. *dv* Dottervenen. *mp* Markplatte. *uw* Urwirbel.

Die einfache Blasenform des Gehirns, welche bei den Cyclostomen ziemlich lange bestehen bleibt, tritt auch bei allen höheren Wirbelthieren zuerst auf (Fig. 305 *hb*). Sie geht aber hier sehr rasch vorüber, indem die einfache Hirnblase durch quere Einschnürungen in mehrere hinter einander liegende Abschnitte zerfällt. Zuerst entstehen zwei solche Einschnürungen, und das Gehirn bildet demnach drei hinter einander gelegene Blasen (Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn, Fig. 306 *v*, *m*, *h*). Dann zerfällt die erste und die dritte von diesen drei primitiven Blasen abermals durch eine quere Einschnürung in je zwei Stücke, und so kommen fünf hinter einander gelegene blasenförmige Abschnitte zu Stande (Fig. 307; vergl. ferner Taf. V, Fig. 13—16, Taf. VI—IX, zweite Querreihe). Diese fünf fundamentalen Hirnblasen, die beim Embryo aller Schädelthiere in gleicher Gestalt wiederkehren, hat zuerst Baer klar erkannt und ihrer relativen Lagerung entsprechend mit folgenden Namen bezeichnet: I. Vorderhirn (*v*), II. Zwischenhirn (*z*), III. Mittelhirn (*m*), IV. Hinterhirn (*h*) und V. Nachhirn (*n*).

Bei allen Schädelthieren, von den Rundmäulern bis zum Menschen aufwärts, entwickeln sich aus diesen fünf ursprünglichen

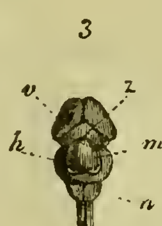


Fig. 308.



Fig. 309.

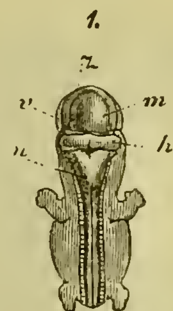


Fig. 310.

Fig. 308—310. **Centralmark des menschlichen Embryo** aus der siebenten Woche, von 2 Ctm Länge. Nach Kölliker. 310. Ansicht des ganzen Embryo von der Rückenseite; mit blossgelegtem Gehirn und Rückenmark. 309. Das Gehirn nebst dem obersten Theil des Rückenmarks, von der linken Seite. 308. Das Gehirn von oben. *v* Vorderhirn. *z* Zwischenhirn. *m* Mittelhirn. *h* Hinterhirn. *n* Nachhirn.

Hirnblasen dieselben Theile, wenngleich in höchst verschiedener Ausbildung. Die erste Blase, das Vorderhirn oder Grosshirn (*Prosencephalon*, *v*,) bildet den weitaus grössten Theil des sogenannten „grossen Gehirns“, namentlich die beiden grossen Halbkugeln, die Riechlappen, die Streifenhügel und den Balken, nebst dem Gewölbe. Aus der zweiten Blase, dem Zwischenhirn (*Deutencephalon*, *z*), entstehen vor Allem die Sehhügel und die übrigen Theile, welche die sogenannte „dritte Hirnhöhle“ umgeben, ferner Trichter und Zirbel. Die dritte Blase, das Mittelhirn (*Mesencephalon*, *m*), liefert die kleine Vierhügelgruppe nebst der Sylvischen Wasserleitung. Aus der vierten Blase, dem Hinterhirn oder Kleinhirn (*Metencephalon*, *h*), entwickelt sich der grösste Theil des sogenannten

„kleinen Gehirns", nämlich der mittlere „Wurm" und die beiden seitlichen „kleinen Halbkugeln". Die fünfte Blase endlich, das Nachhirn (*Epencephalon*, *n*), gestaltet sich zum Nackenmark oder dem „verlängerten Mark" (*Medulla oblongata*), nebst der Rautengrube, den Pyramiden, Oliven u. s. w.

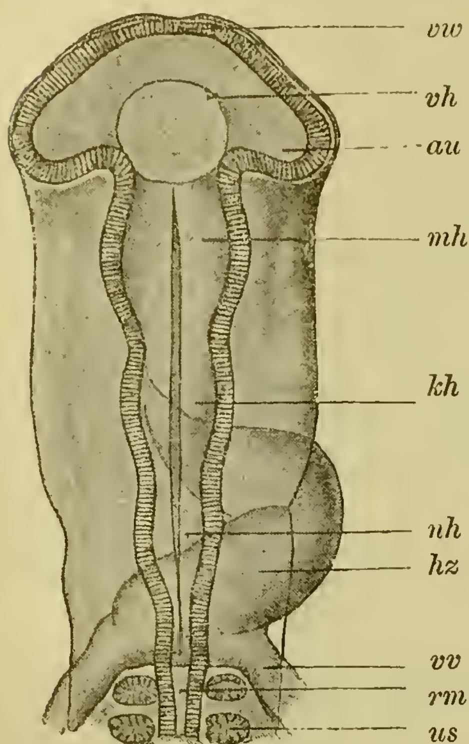


Fig. 311. **Kopf eines Hühnchen-Keims** (58 Stunden bebrütet), von der Rückenseite, 40mal vergrössert. Nach MIHALKOVICS. *vw* Vorderwand des Vorderhirns. *vh* seine Höhle. *au* Augenblasen. *mh* Mittelhirn. *kh* Hinterhirn. *nh* Nachhirn. *hz* Herz (von unten durchschimmernd). *vv* Dotter-Venen. *us* Ursegment. *rm* Rückenmark.

Sicher dürfen wir es als eine vergleichend-anatomische und ontogenetische Thatsache von der allergrössten Bedeutung bezeichnen, dass bei allen Schädelthieren, von den niedersten Cyclostomen und Fischen an bis zu den Affen und zum Menschen hinauf, ganz in derselben Weise das Gehirn ursprünglich beim Embryo sich anlegt. Ueberall bildet eine einfache blasenförmige Auftreibung am vorderen Ende des Markrohrs die erste Anlage des Gehirns. Ueberall entstehen aus dieser einfachen blasenförmigen Auftreibung jene fünf Blasen, und überall entwickelt sich aus jenen fünf primitiven Hirnblasen das bleibende Gehirn mit allen seinen verwickelten anatomischen Einrichtungen, die bei den verschiedenen Wirbelthier-Klassen später so ausserordentlich verschieden erscheinen. Wenn Sie ein reifes Gehirn von einem Fische, einem Amphibium, einem Reptil, einem Vogel und einem Säugethier vergleichen, so werden Sie kaum begreifen, wie man die einzelnen Theile dieser innerlich und äusserlich höchst verschiedenartigen Bildungen auf einander zurückzuführen im Stande sein soll. Und dennoch sind alle diese verschiedenen Cranioten-Gehirne aus ganz derselben Grundform hervorgegangen. Wir brauchen bloss die entsprechenden Entwickelungszustände von Embryonen dieser verschiedenen Thierklassen neben einander zu stellen, um uns von dieser fundamentalen Thatsache zu überzeugen. (Taf. VI—IX, zweite Querreihe, S. 352.)

Die eingehende Vergleichung der entsprechenden Entwickelungsstufen des Gehirns bei den verschiedenen Schädelthieren ist höchst lehrreich. Verfolgen wir dieselben durch die ganze Reihe der Cranioten-Klassen hindurch, so überzeugen wir uns bald von fol-

genden höchst interessanten Thatsachen: Bei den Cyclostomen (den Myxinoiden und Petromyzonten), die wir als die niedersten und ältesten Schädelthiere kennen gelernt haben, erhält sich das ganze Gehirn zeitlebens auf einer sehr tiefen und ursprünglichen Bildungsstufe, die bei den Embryonen der übrigen Cranioten rasch vorübergeht; jene fünf ursprünglichen Hirn-Abschnitte bleiben dort in wenig veränderter Form sichtbar. Bei den Fischen tritt aber

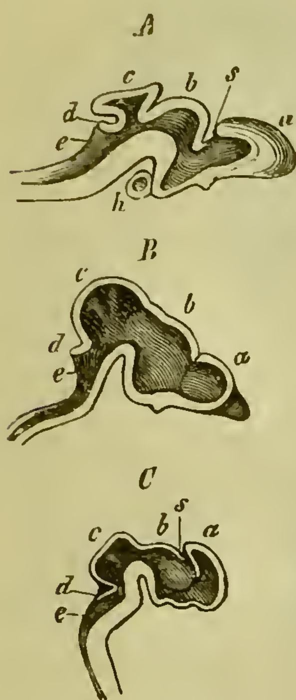


Fig. 312.

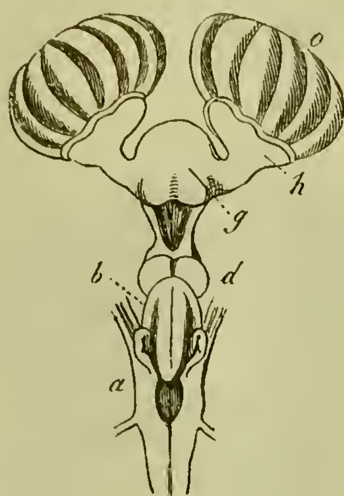


Fig. 313.

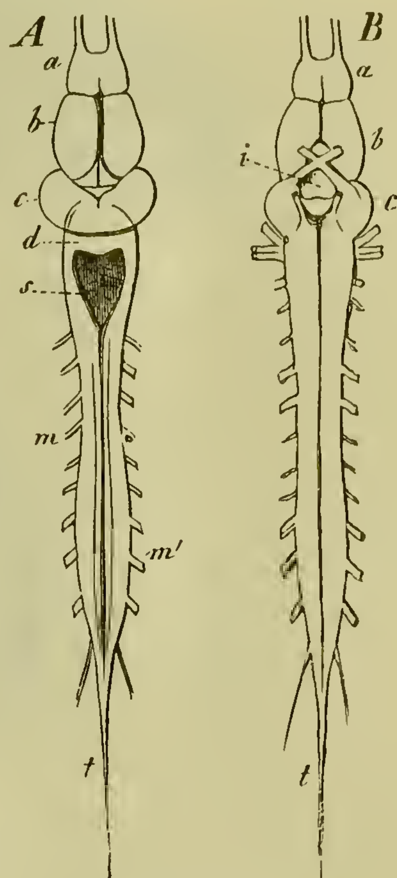


Fig. 314.

Fig. 312. **Gehirn von drei Schädelthier-Embryonen** im senkrechten Längsschnitte: *A* von einem Haifisch (*Heptanchus*), *B* von einer Schlange (*Coluber*), *C* von einer Ziege (*Capra*). *a* Vorderhirn. *b* Zwischenhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *s* Primitiver Hirnschlitz. Nach GEGENBAUR.

Fig. 313. **Gehirn eines Haifisches** (*Scyllium*) von der Rückenseite. *g* Vorderhirn. *h* Riechlappen des Vorderhirns, welche die mächtigen Geruchsnerven zu den grossen Nasenkapseln (*o*) senden. *d* Zwischenhirn. *b* Mittelhirn; dahinter die unbedeutende Anlage des Hinterhirns. *a* Nachhirn. Nach GEGENBAUR.

Fig. 314. **Gehirn und Rückenmark des Frosches**. *A* von der Rückenseite. *B* von der Bauchseite. *a* Riechlappen vor dem *b* Vorderhirn. *i* Trichter an der Basis des Zwischenhirns. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *s* Rautengrube im Nachhirn. *m* Rückenmark (beim Frosche sehr kurz). *m'* abgehende Wurzeln der Rückenmarksnerven. *t* Endfaden des Rückenmarks Nach GEGENBAUR.

schon eine wesentliche und beträchtliche Umbildung der fünf Hirnblasen ein, und zwar ist es offenbar zuerst das Gehirn der Urfische (*Selachier*, Fig. 313) und demnächst das Gehirn der Schmelzfische (*Ganoides*), von welchem einerseits das Gehirn der übrigen Fische, anderseits das Gehirn der Dipneusten und Amphibien, und weiterhin der höheren Wirbelthiere abgeleitet werden muss. Bei den Fischen und Amphibien (Fig. 314) entwickelt sich besonders mächtig der mittlere Theil, das Mittelhirn, und auch der

fünfte Abschnitt, das Nachhirn, während der erste, zweite und vierte Abschnitt stark zurückbleiben. Bei den höheren Wirbelthieren verhält es sich gerade umgekehrt, hier entwickelt sich ausserordentlich stark der erste und der vierte Abschnitt, das Grosshirn und Kleinhirn; hingegen bleibt das Mittelhirn nur sehr klein und

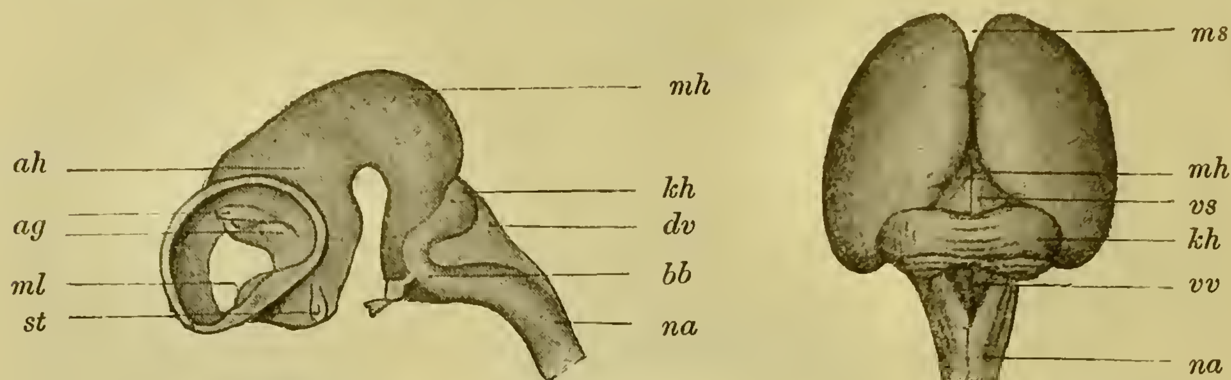


Fig. 315. Fig. 316.

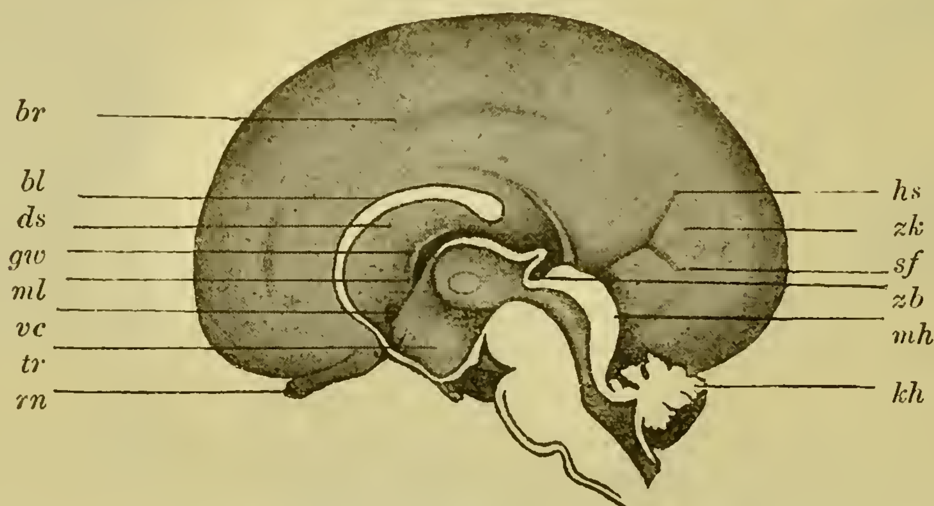


Fig. 317.

Fig. 315. **Gehirn eines Rinder-Keims** von 5 Ctm. Länge. Nach MIHALKOVICS, dreimal vergrössert. Ansicht von der linken Seite; die Seitenwand der linken grossen Hemisphäre ist entfernt. *st* Streifenhügel; *ml* Monro-Loch. *ag* Adergeflecht. *ah* Ammonshorn. *mh* Mittelhirn. *kh* Kleinhirn. *dv* Decke des vierten Ventrikels. *bb* Brückenbeuge. *na* Nackenmark.

Fig. 316. **Gehirn eines Menschen-Keims** von 12 Wochen, nach MIHALKOVICS, in natürlicher Grösse. Ansicht von hinten und oben. *ms* Mantelspalte. *mh* Vierhügel (Mittelhirn). *vs* Vorderes Marksegel. *kh* Kleinhirn. *vv* Vierter Ventrikel. *na* Nackenmark.

Fig. 317. **Gehirn eines Menschen-Keims** von 24 Wochen, in der Median-Ebene halbirt; Ansicht der rechten Seiten-Hälfte von innen. Nach MIHALKOVICS, in natürlicher Grösse. *rn* Riechnerv. *tr* Trichter des Zwischenhirns. *vc* Vordere Commissur. *ml* Monro-Loch. *gw* Gewölbe. *ds* durchsichtige Scheidewand. *bl* Balken. *br* Balkenrandfurche. *hs* Hinterhaupt-Spalte. *zk* Zwickel. *sf* Spornfurche. *zb* Zirbel. *mh* Vierhügel. *kh* Kleinhirn.

ebenso tritt auch das Nachhirn sehr zurück. Die Vierhügel werden vom Grosshirn und ebenso das Nackenmark vom Kleinhirn grösstentheils bedeckt. Aber auch unter den höheren Wirbelthieren selbst finden sich wieder zahlreiche Abstufungen in der Hirnbildung. Von den Amphibien an aufwärts entwickelt sich das Gehirn

und mithin auch das Seelenleben in zwei verschiedenen Richtungen, von denen die eine durch die Reptilien und Vögel, die andere durch die Säugethiere verfolgt wird. Für diese letzteren ist namentlich die ganz eigenthümliche Entwickelung des ersten Abschnittes, des Vorderhirns, charakteristisch. Nur bei den Säugethieren entwickelt sich nämlich dieses „grosse Gehirn“ in einem solchen Maasse, dass dasselbe nachher alle übrigen Gehirntheile von oben her bedeckt (Fig. 304, 315—318).

Auch die relative Lage der Hirnblasen bietet bemerkenswerthe Verschiedenheiten dar. Bei den niederen Schädelthieren liegen die fünf Hirnblasen ursprünglich fast in einer Ebene hinter einander. Wenn wir das Gehirn in der Seitenansicht betrachten, können wir alle fünf Blasen mit einer geraden Linie schneiden. Aber bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen, den Amnioten, tritt zugleich mit der Kopf- und Nackenkrümmung des ganzen Körpers auch eine beträchtliche Krümmung der Gehirnanlage ein, und zwar in der Weise, dass die ganze obere Rückenfläche des Gehirns viel stärker wächst, als die untere Bauchfläche. In Folge dessen entsteht eine solche Krümmung, dass später die Lage der Theile folgende ist. Das Vorderhirn liegt ganz vorn unten, das Zwischenhirn etwas höher darüber, und das Mittelhirn liegt am höchsten von Allen und springt am meisten hervor; das Hinterhirn liegt wieder tiefer und das Nachhirn hinten noch tiefer unten. So verhält es sich nur bei den drei Amniotenklassen, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, (Vergl. Taf. I und XX, sowie Taf. VI—IX, S. 352.)

Während so in den allgemeinen Wachsthums-Verhältnissen des Gehirns die Säugethiere noch vielfach mit den Vögeln und Reptilien übereinstimmen, bilden sich doch bald auffallende Differenzen zwischen beiden aus. Bei den Vögeln und Reptilien (Taf. VI und VII) entwickelt sich ziemlich stark das Mittelhirn (*m*) und der mittlere Theil des Hinterhirns. Bei den Säugethieren hingegen (Taf. VIII und IX) bleiben diese Theile zurück, und dafür beginnt hier das Vorderhirn so stark zu wachsen, dass es sich von vorn und oben her über die anderen Blasen herüberlegt. Indem dasselbe immer weiter nach hinten wächst, bedeckt es endlich das ganze übrige Gehirn von oben her und schliesst die mittleren Theile desselben auch von den Seiten her zwischen sich ein (Fig. 315 bis 317). Dieser Vorgang ist desshalb von der grössten Bedeutung, weil gerade dieses Vorderhirn das Organ der höheren Seelenthätigkeiten ist, weil gerade hier diejenigen Functionen der Nervenzellen sich vollziehen, deren Summe man gewöhnlich als Seele oder auch

als „Geist“ im engeren Sinne bezeichnet. Die höchsten Leistungen des Thierleibes: die wunderbaren Aeusserungen des Bewusstseins, die verwickelten Bewegungs-Erscheinungen des Denkens, haben im Vorderhirn ihren Sitz. Man kann einem Säugethier, ohne es zu tödten, die grossen Hemisphären Stück für Stück wegnehmen, und man überzeugt sich, wie dadurch die höheren Geistesthätigkeiten: Bewusstsein und Denken, bewusstes Wollen und Empfinden, Stück für Stück zerstört und endlich ganz vernichtet werden. Wenn man das Thier dabei künstlich ernährt, kann man es noch lange Zeit am Leben erhalten, da durch jene Zerstörung der wichtigsten Seelenorgane die Ernährung des ganzen Körpers, die Verdauung, Athmung, Blutcirculation, Harnabscheidung, kurz die vegetativen Functionen keineswegs vernichtet werden. Nur die bewusste Empfindung und die willkürliche Bewegung, die Denkthätigkeit und die Combination verschiedener höherer Seelenthätigkeiten ist abhanden gekommen.

Nun erreicht aber das Vorderhirn, das die Quelle aller dieser wunderbarsten Nerventhätigkeiten ist, nur bei den höheren Placentalthieren jenen hohen Grad der Ausbildung, und daraus erklärt sich ganz einfach, warum die höheren Säugethiere in intellectueller Beziehung so weit die niederen überflügeln. Während die „Seele“

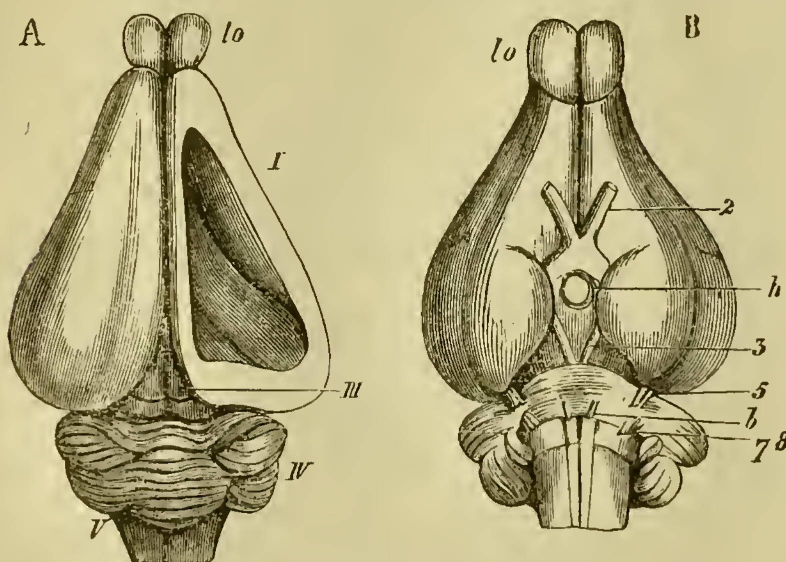


Fig. 318.

Fig. 318. **Gehirn des Kaninchens.** 318 *A* von der Rückenseite. 318 *B* von der Bauchseite. *lo* Riechlappen. I Vorderhirn. *h* Hypophysis an der Basis des Zwischenhirns. III Mittelhirn. IV Hinterhirn. V Nachhirn. 2 Sehnerv. 3 Augenbewegungsnerv. 5—8 der fünfte bis achte Hirnnerv. Bei *A* ist das Dach der rechten grossen Halbkugel (*I*) entfernt, so dass man in der Seitenhöhle derselben den Streifenhügel erblickt. Nach Gegenbaur.

der niederen Placentalthiere sich nicht über diejenige der Vögel und Reptilien erhebt, finden wir unter den höheren Placentalien eine ununterbrochene Stufenleiter der geistigen Fortbildung bis zu den Affen und Menschen hinauf. Dem entsprechend zeigt uns auch ihr Vorderhirn erstaunliche Verschiedenheiten in dem Grade der Ausbildung. Bei den niederen Säugethieren ist die Oberfläche der grossen Hemisphären (des wichtigsten Theils!) ganz glatt und eben, so z. B. beim Kaninchen (Fig. 318, 319). Auch bleibt das Vorder-

hirn so klein, dass es nicht einmal das Mittelhirn von oben her bedeckt. Eine Stufe höher wird zwar dieses letztere von dem überwuchernden Vorderhirn ganz zugedeckt; aber das Hinterhirn bleibt noch frei und unbedeckt. Endlich legt sich das erstere auch über das letztere hinüber, bei den Affen und beim Menschen. Eine gleiche allmähliche Stufenleiter können wir auch in der Entwickelung der eigenthümlichen Furchen und Wülste verfolgen, welche an der Oberfläche des grossen Gehirns der höheren Säugethiere so charakteristisch hervortreten (Fig. 303, 304). Wenn man bezüglich dieser Windungen und Furchen die Gehirne der verschiedenen Säugethiergruppen vergleicht, so findet man, dass ihre stufenweise Ausbildung vollkommen gleichen Schritt hält mit der Entwickelung der höheren Seelenthätigkeiten.

In neuester Zeit hat man diesem speciellen Zweige der Gehirn-Anatomie grosse Aufmerksamkeit gewidmet und sogar innerhalb des Menschengeschlechts höchst auffallende individuelle Unterschiede nachgewiesen. Bei allen menschlichen Individuen, welche sich durch besondere Begabung und hohen Verstand auszeichnen, zeigen diese Wülste und Furchen an der Oberfläche der grossen Hemisphären eine viel bedeutendere Entwickelung, als bei dem gewöhnlichen Durchschnittsmenschen; und bei diesem wieder eine höhere Ausbildung als bei Cretinen und anderen, ungewöhnlich geistesarmen Individuen. Auch im inneren Bau des Vorderhirns zeigen sich unter den Säugethieren gleiche Abstufungen. Namentlich ist der grosse Balken, die Querbrücke zwischen den beiden grossen Halbkugeln, nur bei den Placentalthieren entwickelt. Andere Einrichtungen, z. B. in dem Bau der Seitenhöhlen, welche dem Menschen als solchem zunächst eigenthümlich erscheinen, finden sich nur bei den höheren Affenarten wieder. Man hat eine Zeit lang geglaubt, dass der Mensch ganz besondere Organe in seinem grossen Gehirn besitze, welche allen übrigen Thieren fehlen. Allein die genaueste Vergleichung hat nachgewiesen, dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr die charakteristischen Eigenschaften des Menschen-Gehirns bereits bei den niederen Affen angelegt und bei den höheren Affen mehr oder weniger entwickelt sind. Huxley hat in seinen mehrfach angeführten wichtigen „Zeugnissen für die Stellung des Menschen in der Natur“ (1863) überzeugend nachgewiesen, dass innerhalb der Affenreihe die Unterschiede in der Bildung des Gehirns eine grössere Kluft zwischen den niederen und höheren Affen, als zwischen den höheren Affen und dem Menschen bedingen. Allerdings hat dieser Satz auch für alle übrigen

Körpertheile Geltung. Allein seine Gültigkeit für das Centralmark ist von ganz besonderer Bedeutung. Diese tritt erst dann in ihr volles Licht, wenn man jene morphologischen Thatsachen mit den entsprechenden physiologischen Erscheinungen zusammenstellt, wenn man bedenkt, dass jede Seelenthätigkeit zu ihrer vollen und normalen Ausübung den vollen und normalen Bestand der entsprechenden Gehirnstructur erfordert. Die höchst entwickelten und vollkommenen Bewegungs-Erscheinungen im Innern der Nervenzellen, die wir in dem einen Worte „Seelenleben“ zusammenfassen, können ohne ihre Organe beim Wirbelthiere, und also auch beim Menschen ebensowenig existiren, als der Blutkreislauf ohne Herz und Blut. Da aber das Centralmark des Menschen sich aus demselben Markrohr wie das der übrigen Wirbelthiere entwickelt, so hat auch sein Seelenleben denselben Ursprung.

Dasselbe gilt natürlich auch für das Leitungsmark oder für das sogenannte „peripherische Nervensystem“. Dasselbe besteht aus den sensiblen Nervenfasern, welche in centripetaler Richtung die Empfindungs-Eindrücke von der Haut und von den Sinnesorganen zum Centralmark leiten; und aus den motorischen Nervenfasern, welche umgekehrt in centrifugaler Richtung die Willensbewegungen vom Centralmark zu den Muskeln hinleiten. Alle diese peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Medullar-Rohre hervor und sind also, gleich diesem, Producte des Hautsinnesblattes. Die Spinalknoten (Fig. 319 *spg*) sprossen aus einer dorsalen Nervenleiste des Markrohrs hervor, welche von dessen oberer Verschlussstelle zwischen ihm und dem Hornblatt nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Ursegments zu einem *Ganglion spinale* verdickt. Die Eingeweideknoten des sympathischen Grenzstranges sind nur abgeschnürte Theile jener Spinalknoten. Während somit der ganze Nerven-Apparat exodermalen Ursprungs ist, entstehen dagegen seine bindegewebigen Hüllen aus dem Hautfaserblatt, so insbesondere die Markhüllen (*Meninges*). Das klare Verständniss der Ontogenese der peripheren Nerven und ihres ursprünglichen Zusammenhanges mit dem Centralmark einerseits, mit den Sinnesorganen und Muskeln anderseits, ergiebt sich durch die causale Beziehung derselben zu ihrer Phylogenese, mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes.

Fünfunddreissigste Tabelle.
Uebersicht über die Bildung der Hautdecke und des Nervensystems.

XXXV A: Uebersicht über die Entwickelung der Hautdecke.

Hautdecke (**Derma** oder **Integumentum**).	I. **Oberhaut** (*Epidermis*) Product des Hautsinnesblattes	I A. Hornschicht der Oberhaut (*Stratum corneum*) I B. Schleimschicht der Oberhaut (*Stratum mucosum*)	Haare Nägel Schweissdrüsen Thränendrüsen Talgdrüsen Milchdrüsen
	II. **Lederhaut** (*Corium*) Product des Hautfaserblattes	II A. Faserschicht der Lederhaut (*Cutis*) II B. Fettschicht der Lederhaut (*Subcutis*)	Bindegewebe Fettgewebe Glatte Muskeln Blutgefässe und Lymphgefässe der Lederhaut

XXXV B: Uebersicht über die Entwickelung des Nervensystems.

B a. Centralmark oder centrales Nervensystem. **Medulla centralis.** Product des Hautsinnesblattes. (Exoderm.)	I. **Vorderhirn** *Prosencephalon*	Grosse Halbkugeln Riechlappen Seitenhöhlen Streifenhügel Balken	*Hemisphaerae cerebri* *Lobi olfactorii* *Ventriculi laterales* *Corpora striata* *Corpus callosum*
	II. **Zwischenhirn** *Deutencephalon*	Sehhügel Dritte Hirnhöhle Zirbel Trichter	*Thalami optici* *Ventriculus tertius* *Conarium* (*Epiphysis*) *Infundibulum*
	III. **Mittelhirn** *Mesencephalon*	Vierhügel Hirnwasserleitung Hirnstiele	*Corpus bigeminum* *Aquaeductus Sylvii* *Pedunculi cerebri*
	IV. **Hinterhirn** *Metencephalon*	Kleine Halbkugeln Hirnwurm Hirnbrücke	*Hemisphaerae cerebelli* *Vermis cerebelli* *Pons Varolii*
	V. **Nachhirn** *Epencephalon*	Pyramiden Oliven Strangkörper Vierte Hirnhöhle	*Corpora pyramidalia* *Corpora olivaria* *Corpora restiformia* *Ventriculus quartus*
	VI. **Rückenmark**	*Notomyelon*	*Medulla spinalis*
B b. Markhüllen (Meninges). Producte des Mesoderm.	Umhüllende Häute mit den Blutgefässen des Centralmarks	1. Weiche Markhaut 2. Mittlere Markhaut 3. Harte Markhaut	*Pia mater* *Arachnoidea* *Dura mater*
		(Producte des Hautfaserblattes).	
B c. Leitungsmark oder peripheres Nervensystem. Product des Exoderm.		1. Gehirnnerven 2. Rückenmarksnerven 3. Eingeweidenerven	*Nervi cerebrales* *Nervi spinales* *Nervi sympathici*

Sechsunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Perioden in der Stammesgeschichte der menschlichen Hautdecke.

I. Erste Periode: **Gastraeaden-Haut.**

Die gesammte Hautdecke (mit Inbegriff des davon noch nicht gesonderten Nervensystems) besteht aus einer einzigen einfachen Schicht von flimmernden Zellen (Exoderm oder primäres Hautblatt); wie noch heutzutage bei der Gastrula des Amphioxus.

II. Zweite Periode: **Platoden-Haut.**

Die Hautdecke besteht aus zwei verschiedenen Schichten oder secundären Keimblättern, Hautsinnesblatt (Anlage der Hornplatte und des Nervensystems) und Hautfaserblatt (Anlage der Lederhaut). (Die Haut ist potentiell Decke und Seele zugleich.)

III. Dritte Periode: **Helminthen-Haut.**

Das Hautsinnesblatt hat sich in Hornplatte (Epidermis) und davon abgeschnürtes Centralmark (oberer Schlundknoten) gesondert; letzteres verlängert sich in ein Markrohr. Das Hautfaserblatt hat sich in Lederplatte (Corium) und darunter gelegenen „Hautmuskelschlauch“ (wie bei allen Würmern) differenzirt.

IV. Vierte Periode: **Acranier-Haut.**

Die Hornplatte bildet noch eine einzige Zellenschicht, eine eineinfache Epidermis. Die Lederhaut ist noch eine dünne Cutisplatte (Parietal-Blatt der Coelom-Taschen), sondert sich aber allmählig vollständig von der Muskelplatte und von der Skeletplatte.

V. Fünfte Periode: **Cyclostomen-Haut.**

Die Oberhaut bildet ein mehrschichtiges, weiches, schleimiges Zellenlager, mit Sinnes-Zellen und einzelligen Drüsen (Becherzellen). Die Lederhaut (Corium) sondert sich in Cutis und Subcutis.

VI. Sechste Periode: **Fisch-Haut.**

Die Oberhaut bleibt einfach. Die Lederhaut bildet placoide Schuppen oder Knochentäfelchen (Hautzähne), zuerst wie bei den Selachiern, später wie bei den Ganoiden und Dipneusten.

VII. Siebente Periode: **Amphibien-Haut.**

Die Oberhaut sondert sich in äussere Hornschicht und innere Schleimschicht. Die Zehenspitzen bedecken sich mit Hornscheiden (erste Anlage der Krallen oder Nägel).

VIII. Achte Periode: **Reptilien-Haut.**

Die Verhornung der Oberhaut schreitet fort (Hornschuppen), während die Knochenschuppen der Lederhaut rückgebildet werden (Hatteria, Theromoren).

IX. Neunte Periode: **Säugethier-Haut.**

Die Oberhaut bildet die nur den Säugethieren eigenthümlichen Anhänge: Haare, Talgdrüsen, Schweissdrüsen und Milchdrüsen.

Siebenunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Perioden in der Stammesgeschichte des menschlichen Nerven-Systems.

I. Erste Periode: **Gastraeaden-Mark.**

Das Nervensystem ist noch nicht von der Hautdecke gesondert und wird mit dieser zusammen durch die einfache Zellenschicht des Exoderms oder äusseren Keimblattes dargestellt; wie noch heutzutage bei der Gastrula des Amphioxus.

II. Zweite Periode: **Proplatoden-Mark.**

Das Nerven-System sondert sich von der Hautdecke ab, indem oberhalb des Schlundes eine Scheitelplatte (*Acraplatea*) von dem übrigen Theile der Hornplatte sich differenzirt (wie bei den Gastrotrichen und niedersten Helminthen).

III. Dritte Periode: **Helminthen-Mark.**

Die Scheitelplatte löst sich von ihrer Ursprungsstätte, dem Exoderm, ab und tritt in die darunter gelegene Cutisplatte, die oberste Schicht des Mesoderm; sie bildet hier als Scheitelhirn (*Acroganglion*) oder Schlundhirn einen einfachen oder paarigen, oberhalb des Schlundes gelegenen Nervenknoten (oberer Schlundknoten); wie noch heute bei den Platoden und Helminthen.

IV. Vierte Periode: **Enteropneusten-Mark.**

Das Scheitelhirn (*Acroganglion*) verlängert sich auf der Rückenseite das zweiseitigen Wurmkörpers nach hinten und bildet in der Mittellinie eine dorsale Medullarplatte.

V. Fünfte Periode: **Prochordonier-Mark.**

Indem die beiden parallelen Seitenränder der dorsalen Medullar-Platte in Gestalt von Markleisten sich erheben, dann gegeneinander krümmen und oben mit einander verwachsen, entsteht oberhalb der Chorda ein dorsales Markrohr.

VI. Sechste Periode: **Acranier-Mark.**

Das einfache Markrohr sondert sich in zwei Theile: ein Kopfmark und ein Rückenmark. Das Kopfmark erscheint als eine birnförmige einfache Anschwellung (Urhirn oder erste Anlage des Gehirns), am vorderen Ende des langen cylindrischen Rückenmarks.

VII. Siebente Periode: **Cyclostomen-Mark.**

Die einfache blasenförmige Anlage des Gehirns zerfällt in fünf hinter einander liegende Hirnblasen von einfacher Structur: I. Grosshirn, II. Zwischenhirn, III. Mittelhirn, IV. Kleinhirn, V. Nachhirn.

VIII. Achte Periode: **Urfisch-Mark.**

Die fünf Hirnblasen differenziren sich während der silurischen Periode in ähnlicher Form, wie sie noch heute bei den Selachiern bleibend besteht; später geht sie in die Form des Ganoiden-Gehirns über (Crossopterygier).

IX. Neunte Periode: **Amphibien-Mark.**

Die Sonderung der fünf Hirnblasen schreitet während der devonischen Periode zu derjenigen Bildung fort, welche die Dipneusten zeigen, später zu derjenigen, welche noch heute den Charakter des Amphibien-Hirns bedingt.

X. Zehnte Periode: **Reptilien-Mark.**

Die Gehirnbilduug der Amphibien (Stegocephalen) geht über in diejenige der Reptilien (Rhynchocephalen) und diese in diejenige der Theromoren. Ersteres geschah wahrscheinlich während der carbonischen Periode, letzteres während der permischen Periode.

XI. Elfte Periode: **Säugethier-Mark.**

Das Gehirn erlangt während des mesozoischen Zeitalters die charakteristischen Eigenthümlichkeiten, welche die Säugethiere auszeichnen. Als untergeordnete Entwickelungsstufen können hier unterschieden werden: 1) Monotremen-Gehirn, 2) Marsupialien-Gehirn, 3) Halbaffen-Gehirn, 4) Affen-Gehirn, 5) Menschenaffen-Gehirn, 6) Affenmenschen-Gehirn und 7) Menschen-Gehirn.

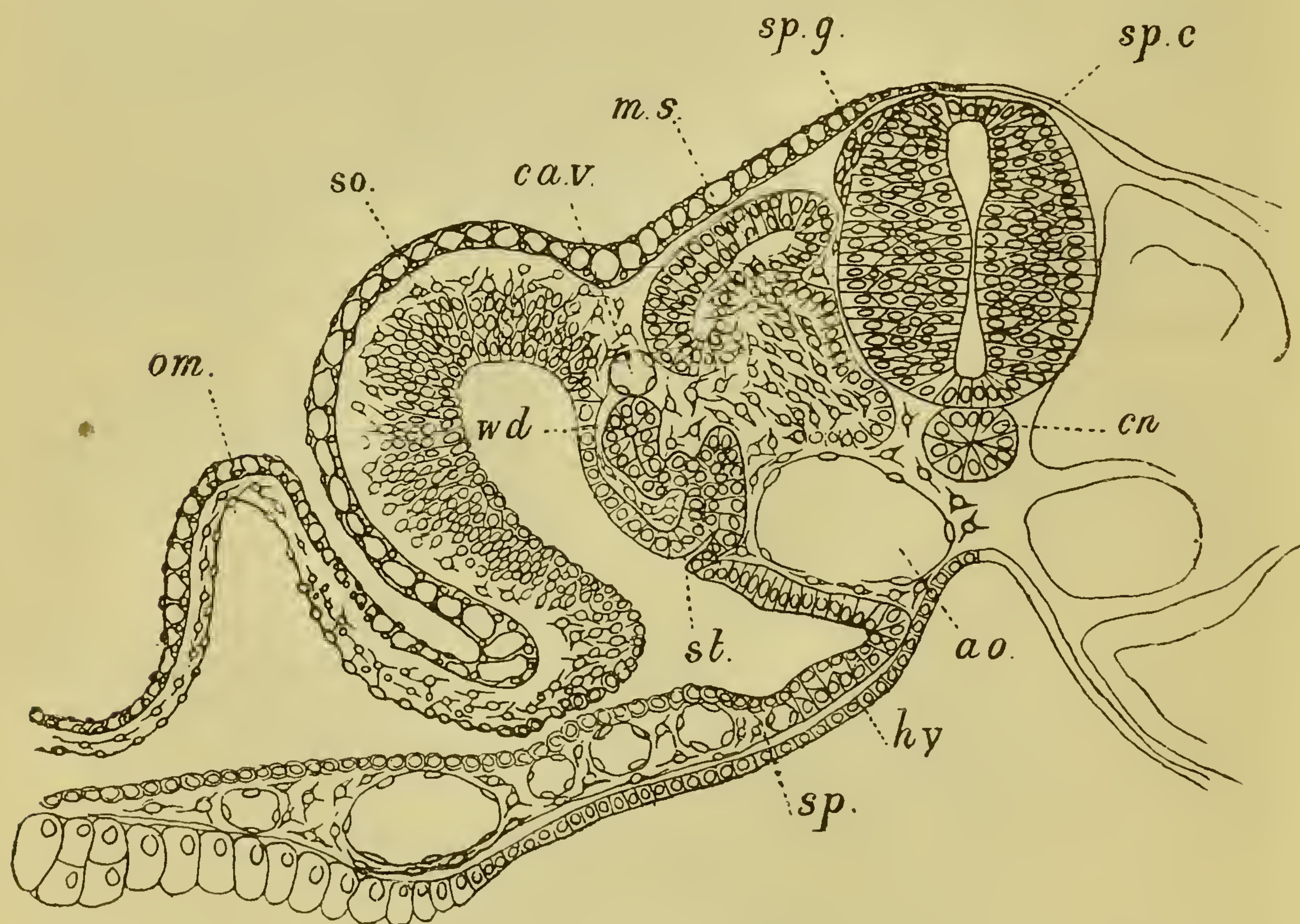


Fig. 319. **Querschnitt durch einen Enten-Keim mit 24 Ursegmenten.** Nach Balfour. Aus einer dorsalen Seitenleiste des Medullar-Rohres (*spc*) sprossen zwischen ihm und der Hornplatte die Spinalknoten hervor (*spg*). *ch* Chorda. *ao* Paarige Aorta. *hy* Darmdrüsenblatt. *sp* Darmfaserblatt, mit Durchschnitten von Blutgefässen. *ms* Muskelplatte, in der Dorsalwand des Myocoel (Episomit). Ueber der Cardinal-Vene (*cav*) ist der Urnierengang (*wd*) und ein segmentaler Urnieren-Canal (*st*) sichtbar. Das Hautfaserblatt der Leibeswand (*so*) setzt sich fort in die Amnion-Falte (*om*). Zwischen den vier secundären Keimblättern und den aus ihnen entstandenen-Anlagen entwickelt sich embryonale Bindesubstanz mit sternförmigen Zellen und Gefäss-Anlagen („Mesenchym" von Hertwig).

Fünfundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unserer Sinnesorgane.

„Eine systematische Physiologie ruht vorzüglich auf der Entwickelungsgeschichte und kann, wenn diese nicht vollendeter ist, nimmermehr schnell vorrücken; denn sie giebt dem Philosophen den Stoff zur Aufführung eines festen Gebäudes des organischen Lebens. Man sollte daher in der Anatomie und Physiologie jetzt noch mehr, als es geschieht, in ihrem Sinne arbeiten: d. h. man sollte jedes Organ, jeden Stoff und auch jede Thätigkeit nur immer mit der Frage untersuchen: Wie sind sie entstanden?"

Emil Huschke (1832).

Mechanische Entwickelung der zweckmässig eingerichteten Sinnesorgane. Ihre stufenweise Sonderung aus dem Hautblatte. I. Organe des Drucksinnes, Wärmesinnes und Geschlechtssinnes. II. Organe des Geschmacks und Geruchs. III. Organe des Sehens und Hörens.

Inhalt des fünfundzwanzigsten Vortrages.

Entstehung der höchst zweckmässig eingerichteten Sinnesorgane ohne vorbedachten Zweck, bloss durch natürliche Züchtung. Die sechs Sinnesorgane und die sieben Sinnes-Functionen. Ursprüngliche Entstehung aller Sinnesorgane aus der äusseren Hautdecke (aus dem Hautsinnesblatte). Organe des Drucksinnes, Wärmesinnes, Geschlechtssinnes und Geschmackssinnes. Bau des Geruchsorgans. Die blinden Nasengruben der Fische. Die Nasenfurchen verwandeln sich in Nasencanäle. Trennung der Nasenhöhle und Mundhöhle durch das Gaumendach. Bau des Auges. Die primären Augenblasen (gestielte Ausstülpungen des Zwischenhirns). Einstülpung derselben durch die von der Hornplatte abgeschnürten Linsensäckchen. Einstülpung des Glaskörpers. Gefässkapsel und Faserkapsel des Augapfels. Augenlider. Bau des Ohres. Schallempfindungs-Apparat: Labyrinth und Hörnerv. Entstehung des Labyrinthes aus dem primitiven Ohrbläschen (durch Abschnürung von der Hornplatte). Schallleitungs-Apparat: Trommelhöhle, Gehörknöchelchen und Trommelfell. Entstehung derselben aus der ersten Kiemenspalte und ihren Begrenzungstheilen. Rudimentäres äusseres Ohr. Die rudimentären Muskeln der menschlichen Ohrmuschel.

Litteratur:

Johannes Müller, 1833. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* (*IV Aufl.* 1844.) *V. Buch. Von den Sinnen.*

Hermann Helmholtz, 1862. *Physiologische Optik. Lehre von den Ton-Empfindungen.*

Ernst Haeckel, 1878. *Ursprung und Entwickelung der Sinneswerkzeuge.* (*Kosmos, III. Bd. S.* 20; *und „Gesammelte populäre Vorträge", II. Heft.*)

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1878. *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.*

Gustav Schwalbe, 1887. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.*

John Lubbock, 1889. *Sinne, Instincte und Intelligenz der Thiere.*

E. Jourdan, 1891. *Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Thiere.*

G. Born, 1876—1883. *Die Nasenhöhlen und der Thränen-Nasengang der Amphibien und Amnioten.* (*Morphol. Jahrb. Bd. II, V, VIII.*)

A. Kölliker, 1883. *Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen.*

Heinrich Müller, 1872. *Gesammelte Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges.*

Wilhelm Müller, 1874. *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere.*

L. Kessler, 1877. *Zur Entwickelung des Auges der Wirbelthiere.*

Emil Huschke, 1831, 1832. *Ueber die erste Bildungsgeschichte des Auges und Ohres beim bebrüteten Hühnchen.*

Carl Hasse, 1870–1873. *Anatomische Studien* (*grösstentheils über das Gehörorgan*).

Gustav Retzius, 1881—1884. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere.*

XXV.

Meine Herren!

Zu den wichtigsten und interessantesten Theilen des menschlichen Körpers gehören unstreitig die Sinnesorgane (*Sensilla*); diejenigen Theile, durch deren Thätigkeit wir allein Kunde von den Objecten der uns umgebenden Aussenwelt erlangen. „Nihil est in intellectu, quod non prius fuerit in sensu.“ Sie sind die Urquellen unseres Seelenlebens. Bei keinem anderen Theile des Thierkörpers sind wir im Stande, so ausserordentlich verwickelte und feine anatomische Einrichtungen nachzuweisen, welche für einen bestimmten physiologischen Zweck zusammenwirken; und bei keinem anderen Körpertheile scheinen diese wundervollen und höchst zweckmässigen Einrichtungen zunächst so zur Annahme eines vorbedachten Schöpfungs-Planes zu nöthigen. Daher pflegt man denn auch nach der hergebrachten teleologischen Anschauung hier ganz besonders die sogenannte „Weisheit des Schöpfers“ und die zweckmässige Einrichtung seiner „Geschöpfe“ zu bewundern. Freilich werden Sie bei reiflicherem Nachdenken finden, dass bei dieser Vorstellung der Schöpfer im Grunde nur die Rolle eines genialen Mechanikers oder eines geschickten Uhrmachers spielt; wie ja überhaupt alle diese beliebten teleologischen Vorstellungen vom Schöpfer und seiner Schöpfung im Grunde auf kindlichen Anthropomorphismen beruhen.

Allerdings müssen wir zugeben, dass auf den ersten Blick für die Erklärung solcher höchst zweckmässigen Einrichtungen jene teleologische Deutung als die einfachste und zusagendste erscheint. Wenn man bloss den Bau und die Functionen der höchst entwickelten Sinnesorgane in's Auge fasst, so scheint für die Erklärung ihrer Entstehung kaum etwas Anderes übrig zu bleiben als die Annahme eines übernatürlichen Schöpfungs-Actes. Dennoch zeigt uns gerade hier die Entwickelungsgeschichte auf das Allerklarste, dass jene übliche Vorstellung grundfalsch ist. An ihrer Hand über-

zeugen wir uns, dass gleich allen anderen Organen auch die höchst zweckmässig eingerichteten und bewunderungswürdig zusammengesetzten Sinnesorgane ohne vorbedachten Zweck entstanden sind; entstanden durch denselben mechanischen Process der natürlichen Züchtung, durch dieselbe beständige Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung, durch welche auch die übrigen zweckmässigen Einrichtungen der thierischen Organisation „im Kampfe um's Dasein“ langsam und stufenweise sich entwickelt haben.

Gleich den meisten anderen Wirbelthieren besitzt auch der Mensch sechs verschiedene Sinnesorgane, die zur Vermittlung von sieben verschiedenen Sinnesempfindungen dienen. Die äussere Hautdecke dient der Empfindung des Druckes (Widerstandes) und der Empfindung der Temperatur (Wärme und Kälte). Dies ist das älteste, niederste und indifferenteste Sinnesorgan; es erscheint über die Oberfläche des ganzen Körpers verbreitet. Die übrigen Sinnesthätigkeiten sind localisirt. Der Geschlechtssinn ist an die Hautdecke der äusseren Geschlechtsorgane gebunden, ebenso wie der Geschmackssinn an die Schleimhaut der Mundhöhle (Zunge und Gaumen) und der Geruchssinn an die Schleimhhaut der Nasenhöhle. Für die beiden höchsten und am weitesten differenzirten Sinnes-Functionen bestehen besondere, höchst verwickelte mechanische Einrichtungen, das Auge für den Gesichtssinn und das Ohr für den Gehörsinn.

Die vergleichende Anatomie und Physiologie zeigt uns, dass bei den niederen Thieren differenzirte Sinnesorgane gänzlich fehlen und alle Sinnes-Empfindungen durch die äussere Oberfläche der Hautdecke vermittelt werden. Das indifferente Hautblatt oder Exoderm der Gastraea ist die einfache Zellenschicht, aus der sich die differenzirten Sinnesorgane sämmtlicher Metazoen, und also auch der Wirbelthiere, ursprünglich entwickelt haben. Ausgehend von der Erwägung, dass nothwendig nur die oberflächlichsten, mit der Aussenwelt in unmittelbarer Berührung befindlichen Körpertheile die Entstehung der Sinnesempfindungen vermitteln konnten, werden wir schon von vorn herein vermuthen dürfen, dass auch die Sinnesorgane eben dorther ihren Ursprung genommen haben. Das ist auch in der That der Fall. Der wichtigste Theil aller Sinnesorgane entsteht aus dem äussersten Keimblatte, aus dem Hautsinnesblatte, theils unmittelbar aus der Hornplatte, theils aus dem Gehirn, dem vordersten Theile des Medullarrohrs, nachdem

sich dasselbe von der Hornplatte abgeschnürt hat. Wenn wir die individuelle Entwickelung der verschiedenen Sinnesorgane vergleichen, so sehen wir, dass sie alle zuerst in der denkbar einfachsten Gestalt auftreten; erst ganz allmählich bilden sich Schritt für Schritt die wundervollen Vervollkommnungen, durch welche schliesslich die höheren Sinnesorgane zu den merkwürdigsten und complicirtesten Einrichtungen des Organismus sich gestalten. Ursprünglich aber sind alle Sinnesorgane weiter Nichts, als Theile der äusseren Hautdecke, in welchen Empfindungs-Nerven sich ausbreiten. Diese Nerven selbst waren ursprünglich von gleicher, indifferenter Natur. Erst allmählich haben sich durch Arbeitstheilung die verschiedenen Leistungen oder „specifischen Energien" der differenzirten Sinnes-Nerven entwickelt. Zugleich haben sich die einfachen Endausbreitungen derselben in der Hautdecke zu höchst zusammengesetzten Organen ausgebildet.

Welche ausserordentliche Tragweite diese historischen Thatsachen für die richtige Beurtheilung des Seelenlebens besitzen, werden Sie leicht einsehen. Die ganze Philosophie der Zukunft wird eine andere Gestalt gewinnen, sobald die Psychologie sich mit diesen genetischen Erscheinungen bekannt gemacht und dieselben zur Basis ihrer Speculationen erhoben haben wird. Wenn man unbefangen die Lehrbücher der Psychologie prüft, welche von den namhaftesten speculativen Philosophen verfasst sind, und welche heute noch in allgemeiner Geltung stehen, so muss man über die Naivetät erstaunen, mit welcher deren Verfasser ihre luftigen metaphysischen Speculationen vortragen, umbekümmert um alle die bedeutungsvollen ontogenetischen Thatsachen, durch welche dieselben auf das Klarste widerlegt werden. Und doch liefert hier die Entwickelungsgeschichte, im Verein mit der mächtig vorgeschrittenen vergleichenden Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane, der natürlichen Seelenlehre die einzige sichere Grundlage!

Mit Bezug auf die Endausbreitungen der Sinnesnerven können wir die menschlichen Sinnesorgane in drei Gruppen bringen, welche drei verschiedenen Entwickelungsstufen entsprechen. Die erste Gruppe umfasst diejenigen Sinnesorgane, deren Nerven sich ganz einfach in der freien Oberfläche der Hautdecke selbst ausbreiten (Organe des Drucksinnes, Wärmesinnes und Geschlechtssinnes). Bei der zweiten Gruppe breiten die Nerven sich auf der Schleimhaut von Höhlen aus, welche ursprünglich Gruben oder Einstülpungen der Hautdecke sind (Organe des Geschmackssinnes und Geruchs-

sinnes). Die dritte Gruppe endlich bilden diejenigen, höchst entwickelten Sinnesorgane, deren Nerven sich auf einer inneren, von der Hautdecke abgeschnürten Blase ausbreiten (Organe des Gesichtssinnes und Gehörsinnes). Dieses bemerkenswerthe genetische Verhältniss wird durch folgende Zusammenstellung übersichtlich werden.

Drei Gruppen	Sinnes-Organe	Sinnes-Nerven	Sinnes-Functionen
A. Sinnesorgane, deren Nerven-Endausbreitung in der Oberfläche der äusseren Hautdecke erfolgt.	I. Hautdecke, (Oberhaut und Lederhaut)	I. Hautnerven (*Nervi cutanei*)	1. Drucksinn 2. Wärmesinn
	II. Aeussere Geschlechtstheile (Penis und Clitoris).	II. Geschlechtsnerven (*Nervi pudendi*)	3. Geschlechtssinn
B. Sinnesorgane, deren Nerven-Endausbreitung in eingestülpten Gruben der äusseren Hautdecke erfolgt.	III. Schleimhaut der Mündhöhle (Zunge und Gaumen)	III. Geschmacksnerv (*Nervus glossopharyngeus*)	4. Geschmackssinn
	IV. Schleimhaut der Nasenhöhle	IV. Geruchsnerv (*N. olfactorius*)	5. Geruchssinn
C. Sinnesorgane, deren Nerven-Endausbreitung auf Blasen erfolgt, die von der äusseren Hautdecke abgeschnürt sind.	V. Auge	V. Sehnerv (*N. opticus*)	6. Gesichtssinn
	VI. Ohr	VI. Gehörnerv (*N. acusticus*)	7. Gehörsinn

Von der Entwickelungsgeschichte der niederen Sinnesorgane ist nur sehr wenig zu sagen. Diejenige der Hautdecke, welche das Organ des Drucksinnes (Tastsinnes) und des Wärmesinnes ist, kennen Sie bereits (S. 629). Ich hätte höchstens noch nachzutragen, dass sich in der Lederhaut des Menschen, wie aller höheren Wirbelthiere, zahllose mikroskopische Sinnes-Organe entwickeln, deren nähere Beziehung zu den Empfindungen des Druckes oder Widerstandes, der Wärme und Kälte aber noch nicht ermittelt ist. Solche Organe, in oder auf denen sensible Hautnerven endigen, sind die sogenannten „Tastkörperchen“ und die „Kolbenkörperchen“ (oder VATER-PACINI'schen Körperchen). Aehnliche Körperchen finden wir auch in den sogenannten „Wollust-Organen“ oder den Organen des Geschlechtssinnes, in dem Penis des Mannes und der Clitoris des Weibes; Fortsätzen der Hautdecke, deren Entwickelung wir später (im Zusammenhang mit derjenigen der übrigen Geschlechts-

organe) betrachten werden (XXIX. Vortrag). Die Entwickelung des Geschmacksorganes, der Zunge und des Gaumens, werden wir ebenfalls später in Betracht ziehen, zusammen mit derjenigen des Darmcanals, zu welchem diese Theile gehören (XXVII. Vortrag). Nur das will ich hier schon ausdrücklich hervorheben, dass auch die Schleimhaut der Zunge und des Gaumens, in welcher der Geschmacksnerv endigt, ihrem Ursprunge nach ein Theil der äusseren Hautdecke ist. Denn wie Sie bereits wissen, entsteht ja die ganze Mundhöhle nicht als ein Theil des eigentlichen Darmrohrs, sondern als eine grubenförmige Einstülpung der äusseren Haut (S. 317). Ihre Schleimhaut wird daher nicht vom Darmblatte, sondern vom Hautblatte gebildet, und die Geschmackszellen an der Oberfläche der Zunge und des Gaumens sind nicht Abkömmlinge des Darmdrüsenblattes, sondern des Hautsinnesblattes.

Dasselbe gilt von der Schleimhaut des Geruchsorganes, der Nase. Doch ist die Entwickelungsgeschichte dieses Sinnesorganes von weit höherem Interesse. Obgleich unsere Nase bei äusserer Betrachtung einfach und unpaar erscheint, so besteht sie doch beim Menschen, wie bei allen anderen Kiefermäulern, aus zwei völlig getrennten Hälften, aus einer rechten und einer linken Nasenhöhle. Beide Höhlen sind durch eine senkrechte Nasenscheidewand vollständig von einander geschieden, so dass wir durch das rechte äussere Nasenloch nur in die rechte und durch das linke Nasenloch nur in die linke Nasenhöhle gelangen können. Hinten münden beide Nasenhöhlen getrennt durch die beiden hinteren Nasenöffnungen oder die sogenannten „Choanen" in den Schlundkopf ein, so dass man direct durch die Nasengänge in den Schlund gelangen kann, ohne die Mundhöhle zu berühren. Das ist der gewöhnliche Weg der geathmeten Luft, die bei geschlossenem Munde durch die Nasengänge in den Schlund und von da durch die Luftröhre in die Lungen dringt. Von der Mundhöhle sind beide Nasenhöhlen durch das horizontale knöcherne Gaumendach getrennt, an welches sich hinten (wie ein herabhängender Vorhang) das weiche Gaumensegel mit dem Zäpfchen anschliesst. Im oberen und hinteren Theile der beiden Nasenhöhlen breitet sich auf der Schleimhaut, die sie tapetenartig auskleidet, der Geruchsnerv aus (*Nervus olfactorius*), das erste Hirnnervenpaar. Die Ausbreitung seiner Aeste geschieht theils auf der Scheidewand, theils auf den inneren Seitenwänden der Nasenhöhlen, an welchen die sogenannten „Muscheln", complicirte Knochenbildungen, angebracht sind. Diese Riech-Muscheln sind bei vielen höheren Säugethieren viel stärker entwickelt als

beim Menschen. Bei allen Säugethieren sind jederseits drei Muscheln vorhanden. Die Geruchsempfindung entsteht dadurch, dass der Luftstrom, welcher riechbare Stoffe enthält, über die Schleimhaut der Höhlen herüberstreicht und dort die Riech-Zellen der Nerven-Endigungen berührt.

Die charakteristischen Eigenthümlichkeiten, durch welche sich das Geruchsorgan der Säugethiere von demjenigen der niederen Wirbelthiere unterscheidet, besitzt auch der Mensch. In allen wesentlichen Beziehungen gleicht unsere menschliche Nase vollkommen derjenigen der catarhinen Affen, von denen einige sich sogar durch eine ganz menschliche äussere Nase auszeichnen (vergl. das Gesicht des Nasenaffen, Fig. 284). Die erste Anlage des Geruchsorganes im menschlichen Embryo lässt jedoch die zukünftige edle Gestalt unserer Catarhinen-Nase in keiner Weise ahnen. Vielmehr tritt dieselbe in derjenigen Form auf, in welcher das Geruchsorgan bei den Fischen zeitlebens verharrt, nämlich in Gestalt von ein paar einfachen Hautgrübchen an der äusseren Oberfläche des Kopfes. Bei allen Fischen finden wir oben am Kopfe zwei solche einfache, blinde Geruchsgruben vor; bald liegen sie mehr oben, in der Nähe der Augen, bald mehr vorn an der Schnauzenspitze, bald mehr unten, in der Nähe der Mundspalte (Fig. 253). Sie sind mit einer faltigen Schleimhaut ausgekleidet, auf welcher sich die Endäste der Geruchsnerven ausbreiten.

Diese ursprünglichste Anlage der paarigen Nase ist bei allen Gnathostomen oder Amphirhinen dieselbe; sie hat mit der primitiven Mundhöhle gar keine Verbindung. Aber schon bei einem Theile der Urfische beginnt sich später eine solche Verbindung zu bilden, indem eine oberflächliche Hautfurche jederseits von der Nasengrube zu dem benachbarten Mundwinkel zieht. Diese Furche, die Nasenrinne oder Nasenfurche (Fig. 320 *r*) ist von grosser Bedeutung. Bei manchen Haifischen, z. B. bei *Scyllium*, legt sich ein besonderer Fortsatz der Stirnhaut, die Nasenklappe oder der „innere Nasenfortsatz“, von innen her über die Nasenrinne herüber (*n*, *n'*). Diesem gegenüber erhebt sich der äussere Rand der Furche als „äusserer Nasenfortsatz“. Indem bei den Dipneusten und Amphibien die beiden Nasenfortsätze über der Nasenrinne sich begegnen und verwachsen, wird letztere in einen Canal, den „Nasencanal“, verwandelt. Wir können nunmehr von den äusseren Nasengruben aus durch die Nasencanäle direct in die Mundhöhle gelangen, die ganz unabhängig von ersteren sich gebildet hatte. Bei den Dipneusten und niederen Amphibien liegt

die innere Oeffnung der Nasencanäle weit vorn (hinter den Lippen), bei den höheren Amphibien weiter hinten. Endlich bei den drei höchsten Wirbelthier-Klassen, bei den Amnioten, zerfällt die primäre Mundhöhle durch die Ausbildung des horizontalen Gaumendaches in zwei gänzlich getrennte Hohlräume, die obere (secundäre) Nasenhöhle und die untere (secundäre) Mundhöhle. Die Nasenhöhle wiederum zerfällt durch die Ausbildung der verticalen Nasenscheidewand in zwei getrennte Hälften, eine rechte und eine linke Nasenhöhle.

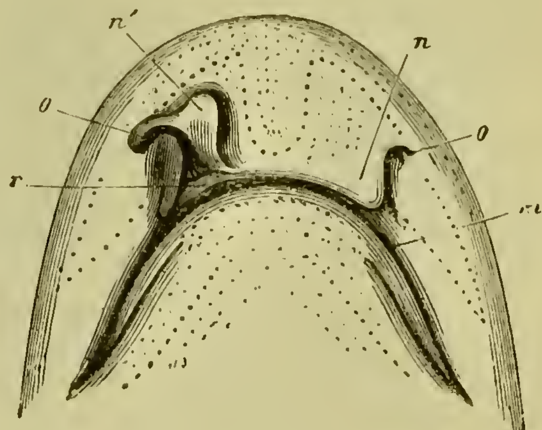


Fig. 320. Kopf eines Haifisches (*Scyllium*) von der Bauchseite. *m* Mundspalte. *o* Riechgruben. *r* Nasenrinne. *n* Nasenklappe in natürlicher Lage. *n'* Nasenklappe aufgeschlagen. (Die Punkte sind Mündungen der Schleimcanäle.) Nach Gegenbaur.

Die vergleichende Anatomie zeigt uns so noch heutzutage in der Stufenleiter der paarnasigen Wirbelthiere, von den Fischen bis zum Menschen aufwärts, alle die verschiedenen Entwickelungsstufen der Nase neben einander, welche das höchst entwickelte Geruchsorgan der höheren Säugethiere im Laufe seiner Stammesgeschichte nach einander in verschiedenen Perioden zu durchlaufen hatte. In derselben einfachsten Form, in welcher die paarige Fischnase zeitlebens verharrt, wird zuerst das Geruchsorgan beim Embryo des Menschen und aller höheren Wirbelthiere angelegt (vergl. Taf. I, VI—IX, XX). Es entstehen nämlich sehr frühzeitig, noch bevor eine Spur von der charakteristischen Gesichtsbildung des Menschen zu erblicken ist, vorn am Kopfe über der ursprünglichen Mundhöhle ein paar kleine Grübchen, welche zuerst Baer entdeckt und ganz richtig als „Riechgruben" gedeutet hat (Fig. 321 *n*, 322 *n*). Diese primitiven Nasengrübchen sind ganz getrennt von der primitiven Mundhöhle oder Mundbucht, die ebenfalls als eine grubenförmige Vertiefung der äusseren Hautdecke, vor dem blinden Vorderende des Darmrohres entsteht. Sowohl die paarigen Nasengrübchen als die unpaare Mundgrube (Fig. 325 *m*) sind von der Hornplatte ausgekleidet. Die ursprüngliche Trennung der ersteren von der letzteren wird aber bald aufgehoben, indem zunächst oberhalb der Mundgrube ein Fortsatz sich bildet, der Stirnfortsatz (Fig. 324 *st*) (Rathke's „Nasenfortsatz der Stirnwand"). Rechts und links springt der Rand desselben in

Form von zwei seitlichen Fortsätzen vor: das sind die inneren Nasenfortsätze oder Nasenklappen (*in*). Ihnen gegenüber erhebt sich ein paralleles Riff zwischen dem Auge und dem Nasengrübchen jederseits. Das sind die äusseren Nasenfortsätze

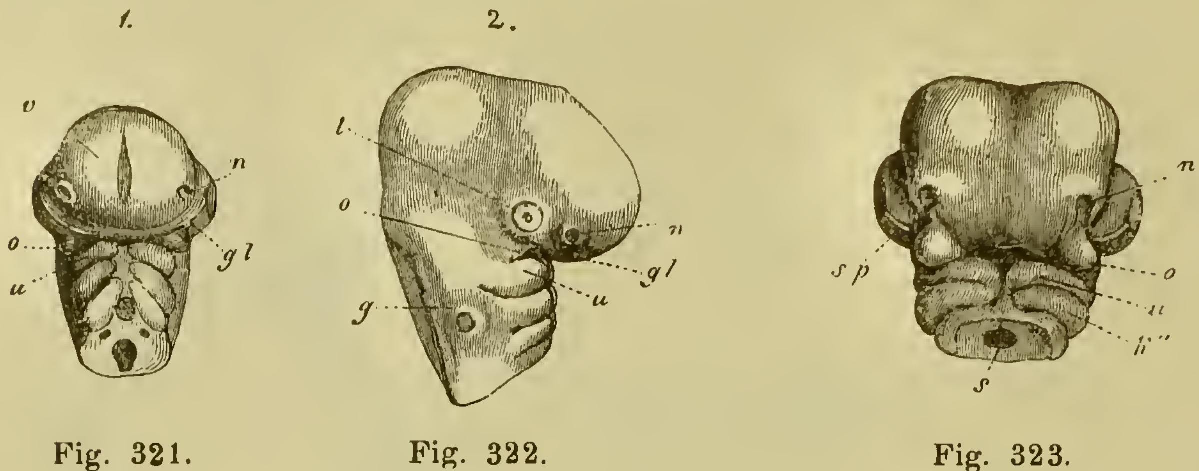


Fig. 321. Fig. 322. Fig. 323.

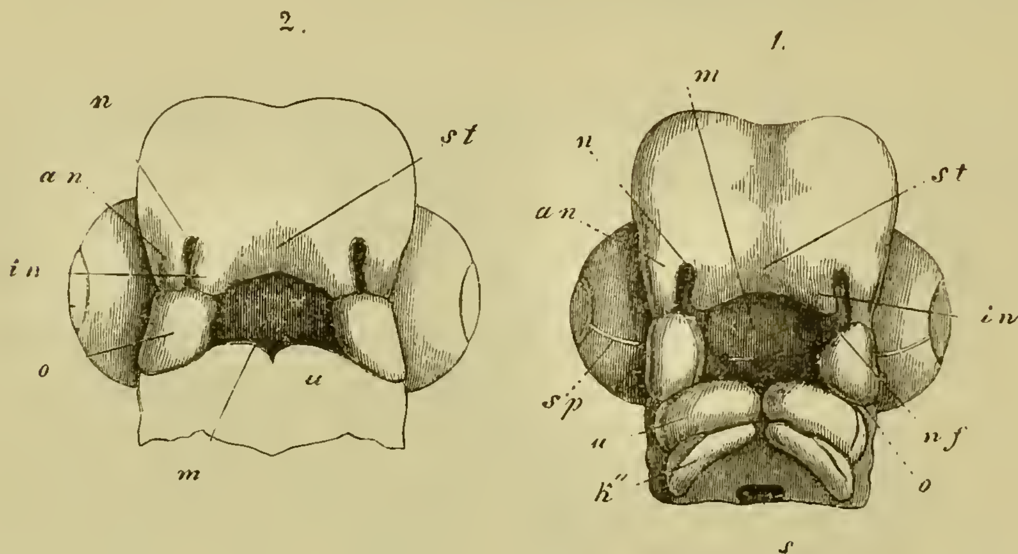


Fig. 325. Fig. 324.

Fig. 321, 322. **Kopf eines Hühner-Embryo**, vom dritten Brütetage: 321 von vorn, 322 von der rechten Seite. *n* Nase-Anlage (Geruchs-Grübchen). *l* Augen-Anlage (Gesichts-Grübchen). *g* Ohr-Anlage (Gehör-Grübchen). *v* Vorderhirn. *gl* Augenspalte. *o* Oberkieferfortsatz. *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens.

Fig. 323. **Kopf eines Hühner-Embryo**, vom vierten Brütetage, von unten. *n* Nasengrube. *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. *u* Unterkieferfortsatz desselben. *k''* zweiter Kiemenbogen. *sp* Choroidal-Spalte des Auges. *s* Schlund.

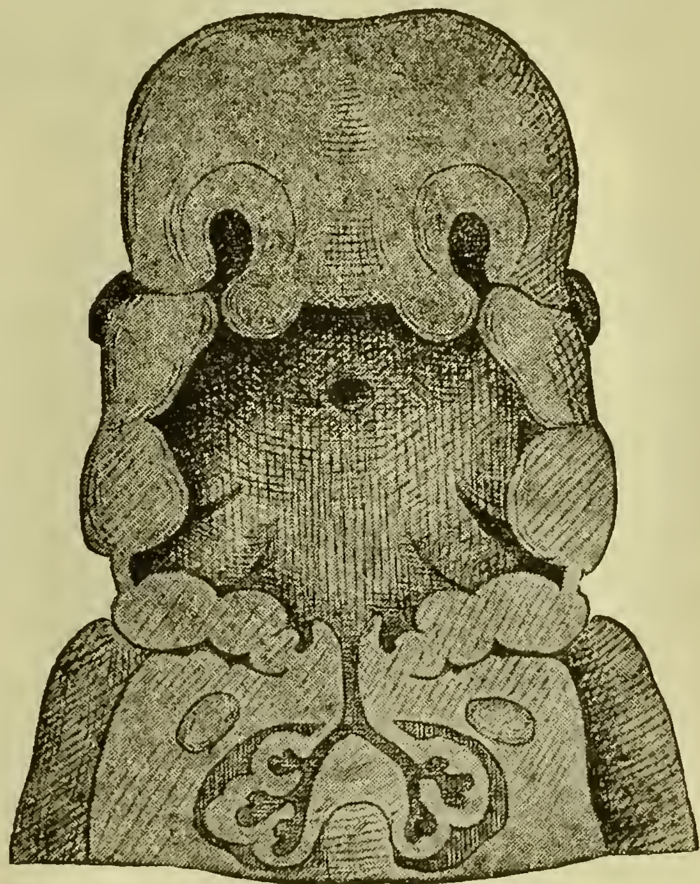
Fig. 324, 325. **Zwei Köpfe von Hühner-Embryonen**, 324 vom Ende des vierten, 325 von Anfang des fünften Brütetages. Buchstaben wie in Fig. 323; ausserdem *in* innerer, *an* äusserer Nasenfortsatz. *nf* Nasenfurche. *st* Stirnfortsatz. *m* Mundhöhle. Nach Kölliker. Fig. 321—325 sind bei derselben Vergrösserung gezeichnet.

oder Rathke's „Nasendächer" (*an*). Zwischen dem inneren und äusseren Nasenfortsatze entsteht so jederseits eine rinnenförmige Vertiefung, welche von dem Nasengrübchen gegen die Mundgrube (*m*) hinführt, und diese Rinne ist, wie Sie schon errathen können, dieselbe Nasenfurche oder Nasenrinne, die wir vorher schon beim Haifisch betrachtet haben (Fig. 320 *r*). Indem die beiden paral-

lelen Ränder des inneren und äusseren Nasenfortsatzes sich gegeneinander wölben und über der Nasenrinne zusammenwachsen, verwandelt sich letztere in ein Röhrchen, den primitiven „Nasencanal". Die Nase des Menschen und aller anderen Amnioten besteht also in diesem Stadium der Ontogenese aus ein Paar engen Röhrchen, den „Nasencanälen", die von der äusseren Oberfläche der Stirnhaut in die einfache primitive Mundhöhle hineinführen. Dieser vorübergehende Zustand ist gleich demjenigen, auf welchem die Nase der Dipneusten und Amphibien zeitlebens stehen bleibt.

Von wesentlicher Bedeutung für die Verwandlung der offenen Nasenrinne in den geschlossenen Nasencanal ist ein zapfenförmiges Gebilde, welches von unten her den unteren Enden der beiden Nasenfortsätze jederseits entgegenwächst und sich mit ihnen vereinigt. Das ist der Oberkieferfortsatz (Fig. 321—325 *o*). Unterhalb der Mundgrube nämlich liegen die Ihnen bereits bekannten Kiemenbogen, welche durch die Kiemenspalten von einander getrennt sind (Taf. I, VI—IX, XX *k*). Der erste von

Fig. 326. Frontal-Schnitt durch die Mundrachenhöhle eines Menschen-Keims von 11,5 mm Nackenlänge. „Erfunden" von Wilhelm His. Der senkrechte Schnitt (in der Frontal-Ebene von rechts nach links gehend) ist so construirt, dass man im oberen Drittel der Figur die Nasengruben und seitlich die Augen sieht; im mittleren Drittel die primitive Schlundhöhle mit den Kiemenspalten (Kiemenbogen im Querschnitt); im unteren Drittel die Brusthöhle mit der Luftröhre und den ästigen Lungen-Anlagen.



diesen Kiemenbogen, welcher für uns jetzt der wichtigste ist, und den wir den Kieferbogen nennen können, entwickelt das Kiefergerüst des Mundes. Oben an der Basis wächst zunächst aus diesem ersten Kiemenbogen ein kleiner Fortsatz nach vorn hervor; das ist eben der Oberkieferfortsatz. Der erste Kiemenbogen selbst entwickelt einen Knorpel an seiner inneren Seite, den nach

seinem Entdecker so genannten „MECKEL'schen Knorpel", auf dessen Aussenfläche sich der Unterkiefer bildet (Fig. 321—325 *u*). Der Oberkieferfortsatz bildet den wichtigsten Theil des ganzen Oberkiefergerüstes: das Gaumenbein und Flügelbein. An seiner Aussenseite entsteht später das Oberkieferbein im engeren Sinne, während der mittlere Theil des Oberkiefergerüstes, der Zwischenkiefer, aus dem vordersten Theile des Stirnfortsatzes hervorwächst. (Vergl. die Entwickelung des Gesichts auf Taf. I, VI—IX, XX.)

Für die weitere charakteristische Ausbildung des Antlitzes der drei höchsten Wirbelthier-Klassen sind die beiden Oberkieferfortsätze von der grössten Bedeutung. Denn von ihnen aus wächst in die einfache primitive Mundhöhle hinein jene wichtige horizontale Scheidewand, das Gaumendach, durch welches die erstere in zwei ganz getrennte Höhlen geschieden wird. Die obere

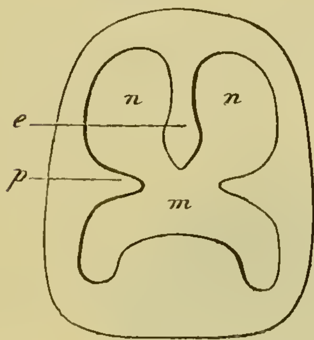
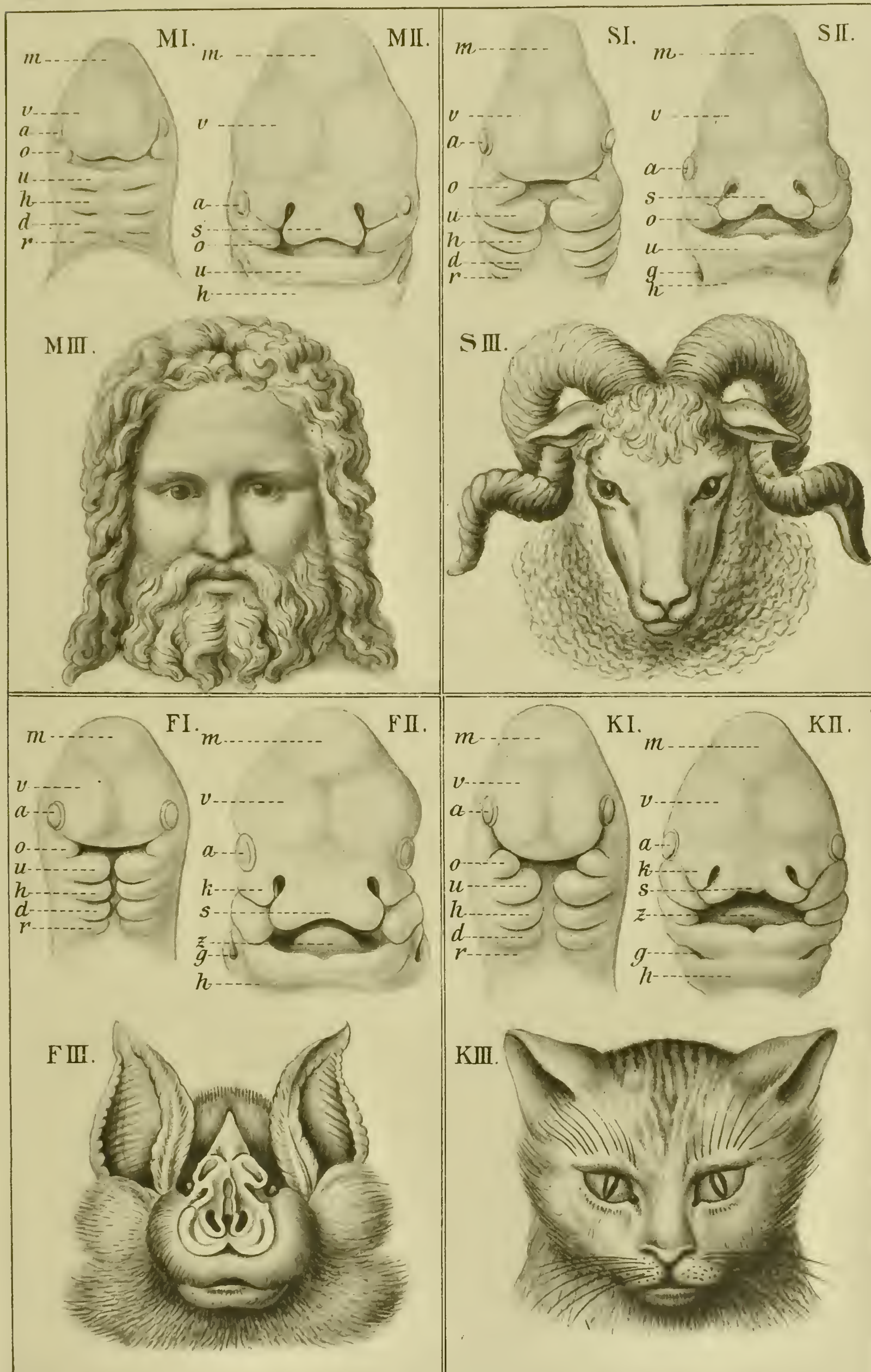


Fig. 327. Schematischer Querschnitt durch die Mund-Nasenhöhle. Während die Gaumenplatten (*p*) die ursprüngliche Mundhöhle in untere secundäre Mundhöhle (*m*) und obere Nasenhöhle scheiden, zerfällt letztere durch die senkrechte Nasenscheidewand (*e*) in zwei getrennte Hälften (*n*,*n*). Nach GEGENBAUR.

Höhle, in welche die beiden Nasencanäle einmünden, entwickelt sich nunmehr zur Nasenhöhle, zum respiratorischen Luftwege und zum Geruchsorgan. Die untere Höhle hingegen bildet für sich allein die bleibende secundäre Mundhöhle (Fig. 327 *m*): den nutritiven Speiseweg und das Geschmacksorgan. Hinten mündet sowohl die obere Geruchshöhle als die untere Geschmackshöhle in den Schlund (*Pharynx*). Das Gaumendach, das beide Höhlen trennt, entsteht also durch Zusammenwachsen aus zwei seitlichen Hälften, den horizontalen Platten der beiden Oberkieferfortsätze oder den „Gaumenplatten" (*p*). Wenn diese bisweilen nicht völlig in der Mitte zur Verwachsung gelangen, bleibt eine Längsspalte bestehen, durch die man direct aus der Mundhöhle in die Nasenhöhle gelangen kann. Das ist der sogenannte „Wolfsrachen". Die sogenannte „Hasenscharte" und „Lippenspalte" ist ein geringerer Grad solcher Bildungshemmung [116]).

Gleichzeitig mit der horizontalen Scheidewand des Gaumendaches entwickelt sich eine senkrechte Scheidewand, durch welche die einfache Nasenhöhle in zwei Abschnitte zerfällt, in eine rechte und eine linke Hälfte (Fig. 327 *n*, *n*). Die verticale Nasenscheide-

Taf. XX. Keimesgeschichte des Antlitzes. (Erklär. S. 830.)



M. Mensch. F. Fledermaus. K. Katze. S. Schaaf.

Photogravure u. Druck H. Riffarth Berlin

wand (*e*) wird von dem Mittelblatt des Stirnfortsatzes gebildet: oben entsteht daraus durch Verknöcherung die verticale Lamelle des Siebbeins, unten die grosse knöcherne senkrechte Scheidewand: die Pflugschar (*Vomer*) und vorn der Zwischenkiefer (*Os intermaxillare*). Dass der letztere beim Menschen gerade so wie bei den übrigen Schädelthieren als selbstständiger Knochen zwischen beiden Oberkiefer-Hälften entsteht, hat zuerst GOETHE nachgewiesen. Die senkrechte Nasenscheidewand verwächst schliesslich mit dem wagerechten Gaumendache. Nunmehr sind beide Nasenhöhlen ebenso von einander völlig getrennt, wie von der secundären Mundhöhle. Nur hinten münden alle drei Höhlen in den Schlundkopf (*Pharynx*) oder die Rachenhöhle ein.

Somit hat die paarige Nase jetzt diejenige charakteristische Ausbildung erlangt, welche der Mensch mit allen übrigen Säugethieren theilt. Die weitere Entwickelung ist nun sehr leicht zu verstehen; sie beschränkt sich auf die Bildung von inneren und äusseren Fortsätzen der Wände beider Nasenhöhlen. Innerhalb der Höhlen entwickeln sich die Muscheln, schwammige Knochenstücke auf denen sich die Geruchsschleimhaut ausbreitet. Vom grossen Gehirn her wächst der erste Gehirnnerv, der Riechnerv, mit seinen feinen Aesten durch das obere Dach der beiden Nasenhöhlen in dieselben herab und breitet sich auf der Geruchsschleimhaut aus. Zugleich entwickeln sich durch Ausbuchtung der Nasenschleimhaut die später mit Luft gefüllten Nebenhöhlen der Nase, welche mit den beiden Nasenhöhlen in offener Verbindung stehen (Stirnhöhlen, Keilbeinhöhlen, Kieferhöhlen u. s. w.). Sie kommen in dieser eigenthümlichen Entwickelung nur den Säugethieren zu [171]).

Erst nachdem alle diese wesentlichen inneren Theile des Geruchs-Organs angelegt sind, entsteht viel später auch die äussere Nase. Ihre ersten Spuren zeigen sich beim menschlichen Embryo um die Mitte des zweiten Monats (Fig. 328—330). Wie Sie sich an jedem menschlichen Embryo aus dem ersten Monate überzeugen können, ist anfangs von der äusseren Nase noch keine Spur vorhanden. Erst später wächst dieselbe von hinten nach vorn hervor, aus dem vordersten Nasentheile des Urschädels. Erst sehr spät entsteht diejenige Nasenform, welche charakteristisch für den Menschen sein soll. Man pflegt auf die Gestalt der äusseren Nase, als ein edles, dem Menschen ausschliesslich zukommendes Organ, besonderes Gewicht zu legen. Allein es giebt auch Affen, welche vollständige Menschennasen besitzen, wie namentlich der schon angeführte Nasenaffe. Anderseits erreicht die äussere Nase,

deren veredelte Form so äusserst wichtig für die Schönheit der Gesichtsbildung ist, bekanntlich bei vielen niederen Menschen-Rassen eine Gestaltung, welche nichts weniger als schön ist. Auch bei den meisten Affen bleibt die äussere Nasenbildung zurück. Besonders bemerkenswerth ist die schon angeführte wichtige Thatsache, dass nur bei den Affen der alten Welt, bei den Catarhinen, die Nasenscheidewand so schmal bleibt, wie beim Menschen,



Fig. 328.



Fig. 329.



Fig. 330.

Fig. 328—329. **Oberkörper eines menschlichen Embryo** von 16 mm Länge aus der sechsten Woche; Fig. 328 von der linken Seite; Fig. 329 von vorn. Die Entstehung der Nase und der Oberlippe aus zwei seitlichen, ursprünglich getrennten Hälften ist noch deutlich zu sehen. Nase und Oberlippe sind unverhältnissmässig gross im Verhältniss zum übrigen Gesicht und besonders zur Unterlippe. Nach Kollmann.

Fig. 330. **Gesicht eines menschlichen Embryo** von acht Wochen. Nach Ecker. (Vergl. Taf. I, Titelbild, und Taf. XX.)

während bei den Affen der neuen Welt die Nasenscheidewand sich nach unten stark verbreitert und dadurch die Nasenlöcher nach aussen treibt (Platyrhinen, S. 607). Die Muskulatur der äusseren Nase entwickelt sich ausserordentlich stark bei denjenigen Säugethieren, bei denen sie sich in ein starkes Tast-Organ, den Rüssel, verwandelt (Schwein, Maulwurf, Elephant u. s. w.).

Nicht minder werkwürdig und lehrreich als die Entwickelungsgeschichte der Nase ist diejenige des Auges. Denn obgleich dieses edelste Sinneswerkzeug durch seine vollendete optische Einrichtung

Achtunddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte der menschlichen Nase.

I. Erste Periode: **Aeltere Urfisch-Nase.**

Diese Nase wird durch ein paar einfache Hautgruben (Nasengruben) an der Oberfläche des Kopfes gebildet (wie noch heute bleibend bei den niederen Selachiern).

II. Zweite Periode: **Jüngere Urfisch-Nase.**

Die beiden blinden Nasengruben treten jederseits durch eine Furche (Nasenrinne) mit dem Mundwinkel in Verbindung (wie noch heute bleibend bei den höheren Selachiern).

III. Dritte Periode: **Dipneusten-Nase.**

Die beiden Nasenrinnen verwandeln sich durch Verwachsung ihrer Ränder in die primären Nasencanäle, welche ganz vorn in die primäre Mundhöhle münden (bleibend bei den Dipneusten).

IV. Vierte Periode: **Amphibien-Nase.**

Die inneren Mündungen der Nasencanäle rücken weiter nach hinten in die primäre Mundhöhle, so dass sie von festen Skelettheilen der Kiefer umgrenzt werden (bleibend bei den höheren Amphibien).

V. Fünfte Periode: **Aeltere Reptilien-Nase.**

Die primitive Mundhöhle, in welche beide Nasencanäle einmünden, zerfällt durch Ausbildung einer horizontalen Scheidewand (des Gaumendaches) in eine obere Nasenhöhle und untere (secundäre) Mundhöhle (bei den ältesten Amnionthieren, Proreptilien).

VI. Sechste Periode: **Jüngere Reptilien-Nase.**

Die einfache Nasenhöhle zerfällt durch Ausbildung einer verticalen Scheidewand (der Pflugscharwand) in zwei getrennte Nasenhöhlen, von denen jede den Nasencanal ihrer Seite aufnimmt (wie bei den meisten Amnioten). Die Nasenmuscheln sondern sich.

VII. Siebente Periode: **Aeltere Säugethier-Nase.**

Die Nasenhöhlen dehnen sich nach unten und hinten hin stark aus, während an ihrer oberen Decke das Siebbein wabige Ausbuchtungen und Riechwülste bildet: das Siebbein-Labyrinth.

VIII. Achte Periode: **Jüngere Säugethier-Nase.**

In den beiden Nasenhöhlen erfolgt die weitere Ausbildung der Riechwülste im Siebbein-Labyrinth (mittlere und obere Muschel), und es beginnt sich eine äussere Nase zu bilden.

IX. Neunte Periode: **Westaffen-Nase** (Platyrhinen).

Indem die Geruchs-Function an Bedeutung verliert, tritt eine theilweise Rückbildung der Riechwülste ein (schon bei den Stammformen der Primaten). Die Nasenscheidewand bleibt breit.

X. Zehnte Periode: **Ostaffen-Nase** (Catarhinen).

Die Nasenscheidewand wird schmal und lang; die Nasenlöcher treten nach unten. Innere und äussere Nase erreichen die den catarhinen Affen und dem Menschen eigenthümliche Ausbildung.

und seine bewunderungswürdige Zusammensetzung zu den complicirtesten und zweckmässigsten Organen gehört, entwickelt es sich dennoch ohne jeden vorbedachten Zweck aus einer einfachen Anlage des äusseren Keimblattes. Das ausgebildete Auge des Menschen bildet eine kugelige Kapsel, den Augapfel (*Bulbus*, Fig. 331). Dieser liegt, umgeben von schützendem Fett und von bewegenden Muskeln, in der knöchernen Augenhöhle des Schädels. Der grösste Theil des Augapfels wird von einer halbflüssigen, wasserklaren Gallertmasse eingenommen, dem Glaskörper (*Corpus vitreum*). In die vordere Fläche des Glaskörpers ist die Linse oder Krystalllinse eingebettet (Fig. 331 *l*). Das ist ein linsenförmiger, biconvexer, durchsichtiger Körper, das wichtigste von den lichtbrechenden Medien des Auges. Zu diesen gehört ausser der Linse und dem Glaskörper auch das vor der Linse befindliche Augenwasser

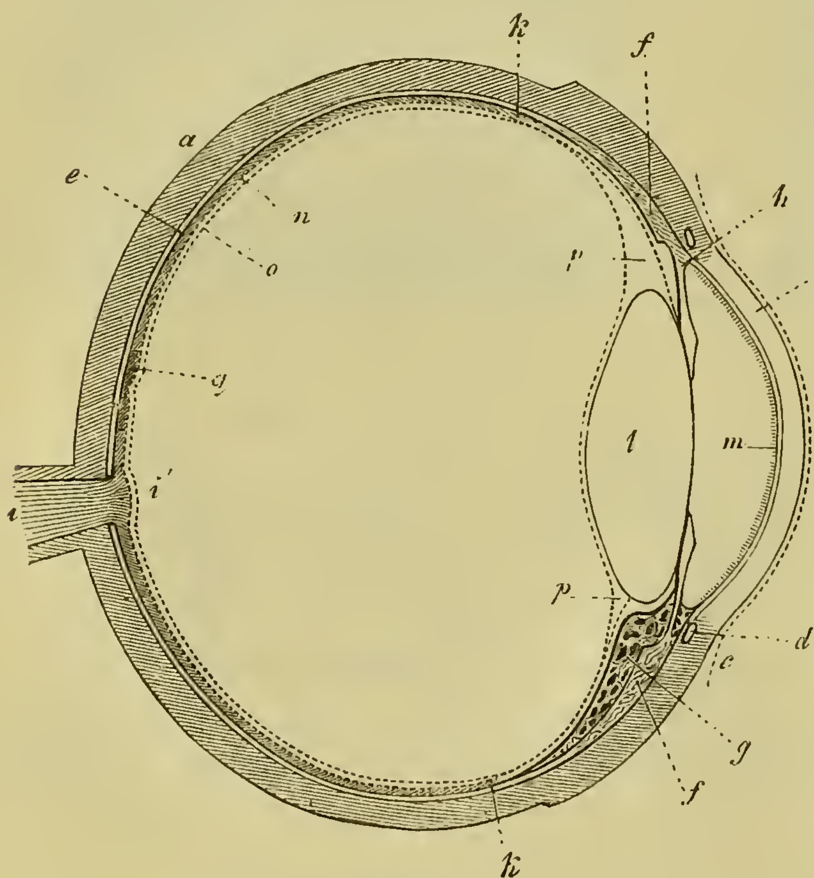


Fig. 331. **Das menschliche Auge** im Querschnitt. *a* Schutzhaut (*Sclerotica*). *b* Hornhaut (*Cornea*). *c* Oberhaut (*Conjunctiva*). *d* Ringvene der Iris. *e* Aderhaut (*Chorioidea*). *f* Ciliar-Muskel. *g* Faltenkranz (*Corona ciliaris*). *h* Regenbogenhaut (*Iris*). *i* Sehnerv (*Nervus opticus*). *k* vorderer Grenzrand der Netzhaut. *l* Krystall-Linse (*Lens crystallina*). *m* innerer Ueberzug der Hornhaut (Wasserhaut: *Membrana Descemeti*). *n* Pigmenthaut (*Pigmentosa*). *o* Netzhaut (*Retina*). *p* Petits-Canal. *q* gelber Fleck der Netzhaut. Nach Helmholtz.

oder die wässerige Augenflüssigkeit (*Humor aqueus*; da wo in Fig. 331 der Buchstabe *m* steht). Diese drei wasserklaren lichtbrechenden Medien, Glaskörper, Linse und Augenwasser, durch welche die in das Auge einfallenden Lichtstrahlen gebrochen und gesammelt werden, sind von einer festen kugeligen Kapsel umschlossen, die aus mehreren sehr verschiedenartigen Häuten zusammengesetzt ist, vergleichbar den concentrischen Umhüllungshäuten einer Zwiebel. Die äusserste und zugleich die dickste von diesen Umhüllungen bildet die weisse Schutzhaut des Auges

(*Sclerotica*, *a*). Sie besteht aus festem und derbem, weissem Bindegewebe. Vorn, vor der Linse, ist in die weisse Schutzhaut eine kreisrunde, stark vorgewölbte, durchsichtige Platte wie ein Uhrglas eingefügt: die Hornhaut (*Cornea*, *b*). An der äusseren Oberfläche ist die Hornhaut von einem sehr dünnen Ueberzuge der äusseren Oberhaut (*Epidermis*) bedeckt; dieser Ueberzug heisst die Bindehaut (*Conjunctiva*); er geht von der Hornhaut aus auf die innere Fläche der beiden Augenlider über, die obere und untere Hautfalte, welche wir beim Schliessen der Augen über dieselben hinwegziehen. Am inneren Winkel unseres Auges findet sich als rudimentäres Organ noch der Rest eines dritten (inneren) Augenlides, welches als „Nickhaut" bei niederen Wirbelthieren sehr entwickelt ist (S. 93). Unter dem oberen Augenlide versteckt liegen die Thränendrüsen, deren Product, die Thränenflüssigkeit, die äussere Augenfläche glatt und rein erhält.

Unmittelbar unter der Schutzhaut finden wir eine zarte, dunkelrothe, an Blutgefässen sehr reiche Haut: die Aderhaut (*Chorioidea*, *e*); und nach innen von dieser die Netzhaut oder *Retina* (*o*), die Ausbreitung des Sehnerven (*i*). Dieser letztere ist der zweite Hirnnerv. Er tritt von den Sehhügeln (der zweiten Hirnblase) an das Auge heran, durchbohrt dessen äussere Hüllen und breitet sich dann zwischen Aderhaut und Glaskörper als Netzhaut aus. Zwischen der Netzhaut und der Aderhaut liegt noch eine besondere, sehr zarte Haut, die gewöhnlich (aber mit Unrecht) zur letzteren gerechnet wird. Das ist die schwarze Farbenhaut oder Pigmenthaut (*Pigmentosa*, *Lamina pigmenti*, *n*) oder die schwarze Tapete (*Tapetum nigrum*). Sie besteht aus einer einzigen Schicht von zierlichen, sechseckigen, regelmässig an einander gefügten Zellen, die mit schwarzen Farbstoffkörnern gefüllt sind. Diese Pigmenthaut kleidet nicht nur die innere Fläche der eigentlichen Chorioidea aus, sondern auch die hintere Fläche von deren vorderer musculöser Verlängerung, welche als eine kreisrunde ringförmige Membran den Rand der Linse vorn bedeckt und die seitlich einfallenden Lichtstrahlen abhält. Das ist die bekannte Regenbogenhaut oder *Iris* des Auges (*h*), bei den verschiedenen Menschen verschieden gefärbt (blau, grau braun u. s. w.); sie bildet die vordere Begrenzung der Aderhaut. Das kreisrunde Loch, welches hier in derselben übrig bleibt, ist das Sehloch, die Pupille, durch welche die Lichtstrahlen in das Innere des Auges hinein fallen. Da, wo die Iris vom vorderen Rande der eigentlichen Chorioidea abgeht, ist letztere stark verdickt und bildet einen zierlichen Faltenkranz (*g*),

der mit ungefähr 70 grösseren und vielen kleineren Strahlen den Rand der Linse umgiebt (*Corona ciliaris*).

Schon sehr frühzeitig wachsen beim Embryo des Menschen, wie aller anderen Schädelthiere, aus dem vordersten Theile der ersten Gehirnblase seitlich ein paar birnförmige Blasen hervor (Fig. 307 *a*, 311 *a*; S. 646). Diese bläschenförmigen Ausstülpungen sind die primären Augenblasen. Sie sind anfangs nach aussen und vorn gerichtet, treten aber bald mehr nach unten, so dass sie nach vollständig erfolgter Trennung der fünf Hirnblasen unten an der Basis des Zwischenhirnes liegen. Die inneren Höhlungen der beiden birnförmigen Blasen, die bald eine sehr ansehnliche Grösse erreichen, stehen durch ihre hohlen Stiele in offener Verbindung mit der Höhle des Zwischenhirns. Die äussere Bedeckung derselben wird durch die äussere Hautdecke (Hornplatte und Lederplatte) gebildet. Da, wo die letztere mit dem am stärksten vorgewölbten Theile der primären Augenblase jederseits in unmittelbare Berührung tritt, entwickelt sich eine Verdickung (*l*) und zugleich eine grubenförmige Vertiefung (*o*) in der Hornplatte (Fig. 332, 1). Die Grube, welche wir Linsengrube nennen wollen, verwandelt sich in ein geschlossenes Säckchen, das dickwandige Linsenbläschen (2 *l*), indem die schwielenförmig verdickten Ränder der Grube über derselben zusammenwachsen. In ganz ähnlicher Weise, wie sich ursprünglich das Medullarrohr vom äusseren Keimblatte abschnürt, sehen wir nun auch dieses Linsensäckchen sich ganz von der Hornplatte (*h*), seiner Geburtsstätte, abschnüren. Die Höhlung des Säckchens wird später durch die Zellen seiner dicken Wandung ausgefüllt, und so entsteht die solide Krystalllinse. Diese ist also ein reines Epidermisgebilde. Mit der Linse selbst schnürt sich zugleich das kleine, darunter gelegene Stück der Lederplatte von der äusseren Hautdecke ab. Dieses kleine Lederhautstückchen umgiebt dann die Linse bald als ein gefässreiches Säckchen (*Capsula vasculosa lentis*). Ihr vorderer Theil umschliesst anfänglich das Sehloch als sogenannte Pupillenhaut (*Membrana pupillaris*). Ihr hinterer Theil heisst *„Membrana capsulo-pupillaris“*. Später verschwindet diese „gefässhaltige Linsenkapsel“, welche bloss zur Ernährung der wachsenden Linse dient, völlig. Die spätere bleibende Linsenkapsel enthält keine Gefässe und ist eine structurlose Ausscheidung der Linsenzellen.

Indem sich die Linse dergestalt von der Hornplatte abschnürt und nach innen hineinwächst, muss sie nothwendig die anliegende primäre Augenblase von aussen her einstülpen (Fig. 332, 1—3).

Diese Einstülpung erfolgt in ganz ähnlicher Form, wie die Gastrulation; wie die Invagination der Keimblase (*Blastula*), durch welche beim Amphioxus die *Gastrula* entsteht (Fig. 211 *C—F*, S. 423). Ganz ebenso hier wie dort, geht die einseitige Einstülpung der geschlossenen Blase so weit, dass schliesslich der innere eingestülpte Theil den äusseren nicht eingestülpten Theil der Blasenwand berührt, und deren Höhlung somit verschwindet. Wie bei der Gastrula sich



Fig. 332. **Auge des Hühner-Embryo** im Längsschnitt (1. von einem 65 Stunden bebrüteten Keim; 2. von einem wenig älteren Keim; 3. von einem vier Tage alten Keim). *h* Hornplatte. *o* Linsengrube. *l* Linse (in 1 noch Bestandtheil der Oberhaut, in 2 und 3 davon abgeschnürt). *x* Verdickung der Hornplatte, da wo sich die Linse abgeschnürt hat. *gl* Glaskörper. *r* Netzhaut. *u* Pigmenthaut (Schwarze Tapete). Nach Remak.

der erstere Theil zum Darmblatte (Entoderm) und der letztere zum Hautblatte (Exoderm) umbildet, so entsteht bei der eingestülpten primären Augenblase aus dem ersteren (inneren) Theile die N e t z h a u t (*r*) und aus dem letzteren (dem äusseren, nicht eingestülpten) Theile die schwarze P i g m e n t h a u t (*u*). Der hohle Stiel der primären Augenblase verwandelt sich in den S e h n e r v e n.

Die Linse (*l*), welche bei diesem Einstülpungsprocess der primären Augenblase so wesentlich betheiligt ist, liegt anfangs dem eingestülpten Theile derselben, also der Retina (*r*), unmittelbar an. Sehr bald aber entfernen sich beide von einander, indem zwischen beide ein neues Gebilde, der G l a s k ö r p e r (*gl*), hineinwächst. Während nämlich die Abschnürung des Linsen-Säckchens und die Einstülpung der primären Augenblase durch dieses letztere von a u s s e n her erfolgt, bildet sich gleichzeitig von u n t e n her eine andere Einstülpung, welche von dem Hautfaserblatte, und zwar von dessen oberflächlichstem Theile — also von der L e d e r p l a t t e des Kopfes — ausgeht. Hinter und unter der Linse wächst ein leistenförmiger Fortsatz der Cutisplatte empor (Fig. 333 *g*), stülpt die becherförmig gewordene primäre Augenblase von unten her ein und drängt sich zwischen Linse (*l*) und Netzhaut (*i*) hinein. Die primäre Augenblase bekommt so die Form einer H a u b e. Die Oeffnung der Haube, welche dem Gesicht entspricht, wird durch die Linse ausgefüllt. Diejenige Oeffnung aber, in welcher sich der Hals befinden würde, entspricht der Einstülpung, durch welche die Lederhaut zwischen Linse und Retina (innere Haubenwand) hineinwächst.

Der innere Raum der so entstehenden secundären Augenblase wird grösstentheils durch den Glaskörper ausgefüllt, welcher dem von der Haube umhüllten Kopfe entspricht. Die Haube selbst ist eigentlich doppelt: die innere Haube ist die Netzhaut, die äussere (unmittelbar diese umschliessende) die Pigmenthaut. Mit Hülfe dieses Hauben-Bildes können Sie sich jenen etwas schwierig vorzustellenden Einstülpungs-Process klarer machen. Anfangs ist die

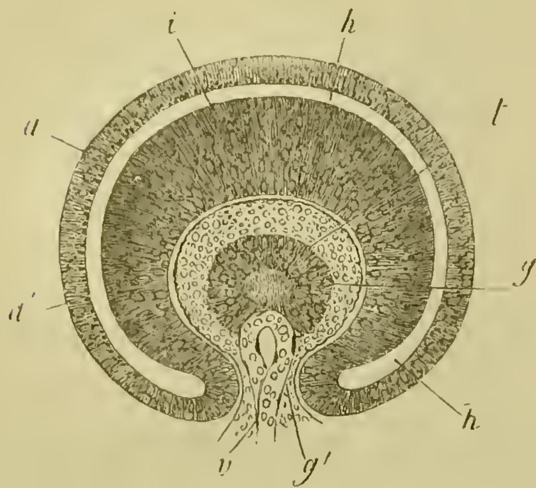


Fig. 333. **Horizontaler Querschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo** von vier Wochen (100mal vergrössert, nach Kölliker). *t* Linse (deren dunkle Wand so dick ist wie der Durchmesser der centralen Höhle). *g* Glaskörper (durch einen Stiel, *g'*, mit der Lederplatte zusammenhängend). *v* Gefässschlinge (durch diesen Stiel, *g'*, in das Innere des Glaskörpers hinter die Linse dringend). *i* Netzhaut (innere, dicke, eingestülpte Lamelle der primären Augenblase). *a* Pigmenthaut (äussere, dünne, nicht eingestülpte Lamelle derselben). *h* Zwischenraum zwischen Netzhaut und Pigmenthaut (Rest der Höhle der primären Augenblase).

Glaskörper-Anlage noch sehr unbedeutend (Fig. 243 *g*) und die Netzhaut noch unverhältnissmässig dick (*i*). Mit der Ausdehnung der ersteren wird aber die letztere bald viel dünner, und zuletzt erscheint die Retina nur als eine sehr zarte Hülle des dicken fast kugeligen Glaskörpers, der den grössten Theil der secundären Augenblase erfüllt. Die äusserste Schicht des Glaskörpers bildet sich in eine gefässreiche Kapsel um, deren Gefässe später schwinden.

Die spaltenförmige Stelle, durch welche die leistenförmige Anlage des Glaskörpers zwischen Linse und Retina von unten her hineinwächst, muss natürlich eine Unterbrechung der Netzhaut und der Pigmenthaut bedingen. Diese Unterbrechung, die an der Innenfläche der Chorioidea als pigmentfreier Streifen erscheint, hat man unpassender Weise Chorioideal-Spalte genannt, obwohl die wahre Chorioidea hier gar nicht gespalten ist (Fig. 323 *sp*, 324 *sp*, S. 666). Ein schmaler leistenförmiger Fortsatz der Glaskörper-Anlage setzt sich nach innen auf die untere Fläche des Sehnerven fort und stülpt auch diesen von unten her in gleicher Weise ein, wie die primäre Augenblase. Dadurch wird der hohle cylindrische Sehnerv (der Stiel der primären Augenblase) in eine nach unten offene Rinne verwandelt. Die eingestülpte untere Fläche legt sich an die nicht eingestülpte obere Fläche des hohlen Stiels

an, und so verschwindet die innere Höhlung desselben, die früher eine offene Verbindung zwischen der Höhle des Zwischenhirns und der primären Augenblase herstellte. Sodann wachsen die beiden Ränder der Rinne unten gegen einander, umschliessen die Leiste der Lederplatte und wachsen unter derselben zusammen. So kommt diese Leiste in die Axe des soliden secundären Sehnerven zu liegen; sie wird zu dem bindegewebigen Strang, der die Centralgefässe der Netzhaut führt (*Vasa centralia retinae*).

Schliesslich bildet sich nun aussen um die so entstandene secundäre Augenblase und ihren Stiel (den secundären Sehnerven) eine vollständige faserige Umhüllung, die Faserkapsel des Augapfels. Sie entsteht aus demjenigen Theile der Kopfplatten, welcher unmittelbar die Augenblase umschliesst. Diese faserige Umhüllung gestaltet sich zu einer völlig geschlossenen kugeligen Blase, welche den ganzen Augapfel umgiebt und an seiner äusseren Seite zwischen die Linse und die Hornplatte hineinwächst. Die kugelige Kapselwand sondert sich bald durch eine Flächenspaltung in zwei verschiedene Häute. Die innere Haut gestaltet sich zur Chorioidea oder zur Gefässschicht, vorn zum Faltenkranz und zur Iris. Die äussere Haut hingegen verwandelt sich in die weisse Umhüllungshaut oder Schutzhaut, vorn in die durchsichtige Hornhaut oder Cornea. So ist nun das Auge mit allen seinen wesentlichen Theilen angelegt. Die weitere Entwickelung betrifft das Detail, die complicirtere Sonderung und Zusammensetzung der einzelnen Theile.

Das Wichtigste bei dieser merkwürdigen Entwickelungsgeschichte des Auges ist der Umstand, dass der Sehnerv, die Retina und die Pigmenthaut eigentlich aus einem Theile des Gehirns, aus einer Ausstülpung des Zwischenhirns entstehen, während sich aus der äusseren Oberhaut die Krystalllinse, der wichtigste lichtbrechende Körper, entwickelt. Aus derselben Oberhaut, der Hornplatte, entsteht auch die zarte Bindehaut oder Conjunctiva, welche die äussere Oberfläche des Augapfels später überzieht. Als verästelte Wucherungen wachsen aus der Conjunctiva die Thränendrüsen hervor (Fig. 298 S. 631). Alle diese wichtigsten Theile des Auges sind Producte des äusseren Keimblattes. Hingegen entstehen aus dem mittleren Keimblatte (den Kopfplatten) die übrigen Theile, nämlich der Glaskörper nebst der gefässhaltigen Linsenkapsel, die Aderhaut (nebst Iris), und die Schutzhaut (nebst Hornhaut).

Die äusseren Schutzorgane des Auges, die Augenlider, sind weiter Nichts als einfache Hautfalten, die beim menschlichen

Neununddreissigste Tabelle.

Uebersicht über die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges.

I. Uebersicht über die Theile des menschlichen Auges, welches sich aus dem Exoderm, dem äusseren Keimblatte, entwickeln.

A. Producte der Markplatte	1. Stiel der primären Augenblase	1. Sehnerv	*Nervus opticus*
	2. Innerer (eingestülpter) Theil der primären Augenblase	2. Netzhaut	*Retina*
	3. Aeusserer (nicht eingestülpter) Theil der primären Augenblase	3. Pigmenthaut oder Farbentapete	*Pigmentosa* (*Lamina pigmenti*) (*Tapetum nigrum*)
B. Producte der Hornplatte	4. Abgeschnürtes Säckchen der Hornplatte	4. Krystalllinse	*Lens crystallina*
	5. Aeussere Oberhaut-Decke	5. Bindehaut	*Conjunctiva*
	6. Einstülpungen der Oberhaut-Decke	6. Thränendrüsen	*Glandulae lacrymales*

II. Uebersicht über die Theile des menschlichen Auges, welche sich aus dem Mesoderm, dem mittleren Keimblatte, entwickeln.

C. Producte der Lederplatte	7. 8. Leistenfortsatz des Corium an der Unterseite der primären Augenblase	7. Glaskörper 8. Gefässkapsel des Glaskörpers	*Corpus vitreum* *Capsula vasculosa corporis vitrei*
	9. Fortsetzung der Corium-Leiste	9. Centralgefässe der Netzhaut	*Vasa centralia retinae*
	10. Pupillar-Membran nebst Kapsel-Pupillar-Membran	10. Gefässkapsel der Linse	*Capsula vasculosa lentis crystallinae*
	11. Falten der Lederhaut	11. Augenlider	*Palpebrae*
D. Producte der Kopfplatte	12. 13. Gefässkapsel des Augapfels (*Capsula vasculosa bulbi*)	12. Aderhaut 13. Regenbogenhaut	*Chorioidea* *Iris*
	14. 15. Faserkapsel des Augapfels (*Capsula fibrosa bulbi*)	14. Schutzhaut 15. Hornhaut	*Sclerotica* *Cornea*

Embryo im dritten Monate sich erheben. Im vierten Monate verklebt das obere Augenlid mit dem unteren, und nun bleibt das Auge bis zur Geburt von ihnen bedeckt (Taf. VI—IX). Meistens kurz vor der Geburt (bisweilen erst nach derselben) treten beide Augenlider wieder auseinander. Unsere Schädelthier-Ahnen besassen ausser diesen beiden noch ein drittes Augenlid, die Nickhaut, welche vom inneren Augenwinkel her über das Auge herübergezogen wurde. Viele Urfische und Amnioten besitzen dieselbe noch heute. Bei den Affen und beim Menschen ist die Nickhaut rückgebildet, und nur noch ein kleiner Rest davon existirt an unserem inneren Augenwinkel als „halbmondförmige Falte", als ein nutzloses „rudimentäres Organ" (vergl. S. 93). Ebenso haben die Affen und der Mensch auch die unter der Nickhaut mündende „HARDER'sche Drüse" verloren, welche den übrigen Säugethieren, sowie den Vögeln, Reptilien und Amphibien zukommt.

In manchen wichtigen Beziehungen ähnlich wie Auge und Nase, und doch in anderer Hinsicht wieder sehr verschieden, entwickelt sich das Ohr der Wirbelthiere[172]). Das Gehörorgan des entwickelten Menschen gleicht in allen wesentlichen Stücken demjenigen der übrigen Säugethiere, und ganz speciell demjenigen der Affen. Wie bei jenen besteht dasselbe aus zwei Hauptbestandtheilen, einem Schallleitungs-Apparat (äusseres und mittleres Ohr) und einem Schallempfindungs-Apparat (inneres Ohr). Das äussere Ohr öffnet sich in der an den Seiten des Kopfes gelegenen Ohrmuschel (Fig. 334 *a*). Von hier führt nach innen in den Kopf hinein der äussere Gehörgang, welcher ungefähr einen Zoll lang ist (*b*). Das innere Ende desselben ist durch das bekannte Trommelfell oder Paukenfell (*Tympanum*) geschlossen: eine senkrechte, jedoch etwas schräg stehende dünne Haut von eirunder Gestalt (*c*). Dieses Trommelfell trennt den äusseren Gehörgang von der sogenannten Trommel- oder Paukenhöhle (*Cavum tympani*, *d*). Das ist eine kleine, im Felsentheil des Schläfenbeins verborgene und mit Luft gefüllte Höhle, die durch ein besonderes Rohr mit der Mundhöhle in Verbindung steht (*e*). Dieses Rohr ist etwas länger, aber viel enger als der äussere Gehörgang, führt in schräger Richtung aus der vorderen Wand der Paukenhöhle nach innen und vorn herab, und mündet hinter den inneren Nasenlöchern (oder Choanen) oben in den Rachen oder die Schlundhöhle. Das Rohr führt den Namen der Ohrtrompete oder Eustachischen Trompete (*Tuba Eustachii*, *e*); es vermittelt die Ausgleichung der Spannung zwischen derjenigen Luft, welche sich innerhalb der Trommelhöhle

befindet, und der äusseren atmosphärischen Luft, welche durch den äusseren Gehörgang eindringt. Sowohl die Ohrtrompete als die Paukenhöhle ist mit einer dünnen Schleimhaut ausgekleidet, welche eine directe Fortsetzung der Schleimhaut des Schlundes ist. Innerhalb der Trommelhöhle befinden sich die drei zierlichen kleinen Gehörknöchelchen, welche nach ihrer charakteristischen Gestalt als Hammer, Ambos und Steigbügel bezeichnet werden (Fig. 334 *f*, *g*, *h*). Am meisten nach aussen liegt der Hammer (*f*), inwendig am Trommelfell. Der Ambos (*g*) ist zwischen den beiden anderen eingefügt, oberhalb und nach innen vom Hammer. Der Steigbügel endlich (*h*) liegt inwendig am Ambos und berührt mit seiner Basis die äussere Wand

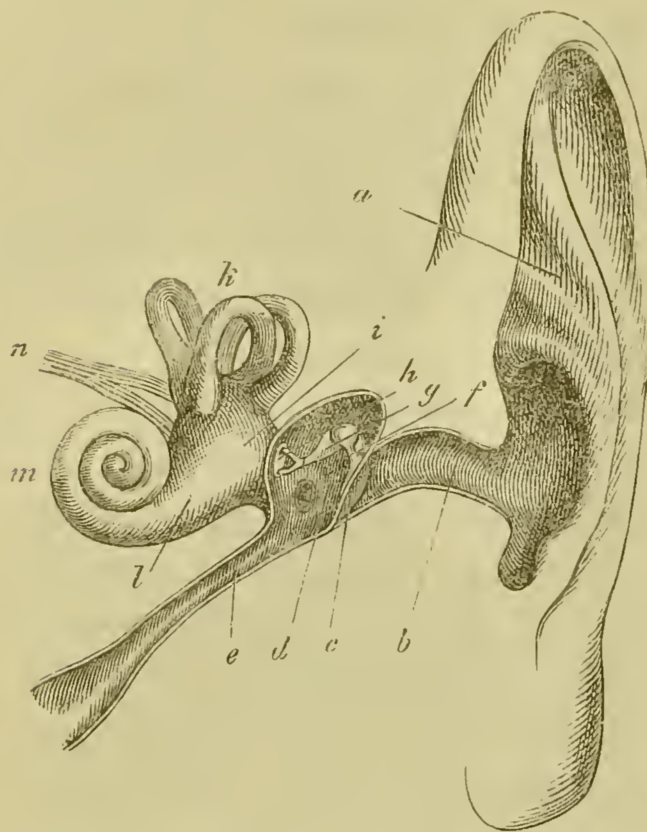


Fig. 334. **Gehörorgan des Menschen** (linkes Ohr, von vorn gesehen, in natürlicher Grösse). *a* Ohrmuschel. *b* Aeusserer Gehörgang. *c* Trommelfell. *d* Trommelhöhle. *e* Ohrtrompete. *f*, *g*, *h* Die drei Gehörknöchelchen (*f* Hammer, *g* Ambos, *h* Steigbügel). *i* Gehörschlauch. *k* Die drei Bogengänge. *l* Gehörsäckchen. *m* Schnecke. *n* Gehörnerv.

des inneren Ohres oder der Gehörblase. Alle die genannten Theile des äusseren und mittleren Ohres gehören zum Schallleitungs-Apparate. Sie haben wesentlich die Aufgabe, die von aussen kommenden Schallwellen durch die dicke Seitenwand des Kopfes hindurch zu der innerlich darin verborgenen Gehörblase zu leiten. Den Fischen fehlen alle diese Theile noch gänzlich. Hier werden die Schallwellen aus dem Wasser direct durch die Kopfwand selbst zur Gehörblase hingeleitet.

Der innere Schallempfindungs-Apparat, welcher die dergestalt zugeleiteten Schallwellen aufnimmt, besteht beim Menschen, wie bei allen anderen Schädelthieren, aus einer geschlossenen, mit Flüssigkeit gefüllten Gehörblase, und einem Gehörnerven, dessen Endigungen sich auf der Wand dieser Blase ausbreiten. Die Schwingungen der Schallwellen werden durch jene Medien auf diese Nerven-Endigungen übertragen. In dem Gehörwasser oder „Labyrinthwasser“, das die Gehörblase erfüllt, liegen den Eintrittsstellen des Gehörnerven gegenüber kleine Steinchen, die aus Haufen von

mikroskopischen Kalkkrystallen zusammengesetzt sind (Gehörsteine, *Otolithi*). Die gleiche Zusammensetzung hat im Wesentlichen auch das Gehörorgan der meisten wirbellosen Thiere. Gewöhnlich besteht dasselbe auch hier aus einem geschlossenen Bläschen, das mit Flüssigkeit erfüllt ist, das Gehörsteinchen enthält, und auf dessen Wand sich der Gehörnerv ausbreitet. Während aber das Gehörbläschen hier meistens eine ganz einfache, kugelige oder länglich-runde Gestalt besitzt, zeichnet sich dasselbe dagegen bei den Wirbelthieren durch eine sehr eigenthümliche und sonderbare, als Gehör-Labyrinth bezeichnete Bildung aus. Dieses dünnhäutige Labyrinth ist in einer ebenso geformten Knochenkapsel, dem knöchernen Labyrinth, eingeschlossen (Fig. 335), und dieses liegt



Fig. 335. **Das knöcherne Labyrinth des menschlichen Gehörorgans** (der linken Seite). *a* Vorhof. *b* Schnecke. *c* Oberer Bogengang. *d* Hinterer Bogengang. *e* Aeusserer Bogengang. *f* Ovales Fenster. *g* Rundes Fenster. Nach MEYER.

mitten im Felsenbein des Schädels. Das Labyrinth aller Kiefermäuler ist in zwei Blasen gesondert. Die grössere Gehörblase heisst Gehörschlauch (*Utriculus*) und besitzt drei bogenförmige Anhänge, die sogenannten „halbcirkelförmigen Canäle“ (*c*, *d*, *e*). Die kleinere Gehörblase heisst Gehörsäckchen (*Sacculus*) und steht mit einem eigenthümlichen Anhang in Verbindung, der sich beim Menschen und den höheren Säugethieren durch seine spiralige, einem Schneckenhause ähnliche Gestalt auszeichnet und daher Schnecke (*Cochlea*) genannt wird (*b*). Auf der dünnen Wand dieses zarthäutigen Labyrinthes breitet sich in höchst verwickelter Weise der Gehörnerv aus, der vom Nachhirn an die Gehörblasen herantritt. Er spaltet sich in zwei Hauptäste, einen Schnecken-Nerven (für die Schnecke) und einen Vorhofs-Nerven (für die übrigen Theile des Labyrinthes). Der erstere scheint mehr die Qualität, der letztere die Quantität der Schall-Empfindungen zu vermitteln. Durch den Schnecken-Nerven erfahren wir, von welcher Höhe und Klangfarbe, durch den Vorhofs-Nerven, von welcher Stärke die Töne sind.

Die erste Anlage dieses höchst verwickelt gebauten Gehör-Organs ist ebenso beim Embryo des Menschen, wie aller anderen Schädelthiere, höchst einfach, nämlich eine grubenförmige Vertiefung der äusseren Oberhaut. Hinten am Kopfe entsteht jederseits neben dem Nachhirn, am oberen Ende der zweiten Kiemenspalte, eine schwielenartige kleine Verdickung der Hornplatte (Fig. 336 *A fl*;

338 *g*). Diese vertieft sich zu einem Grübchen und schnürt sich von der äusseren Oberhaut ab, gerade so wie die Linse des Auges (vergl. S. 675). So entsteht demnach unmittelbar unter der Hornplatte des Hinterkopfes jederseits ein kleines, mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, das primitive Ohrbläschen oder Gehörbläschen, oder das „primäre Labyrinth" (Taf. VI—IX *o*). Indem

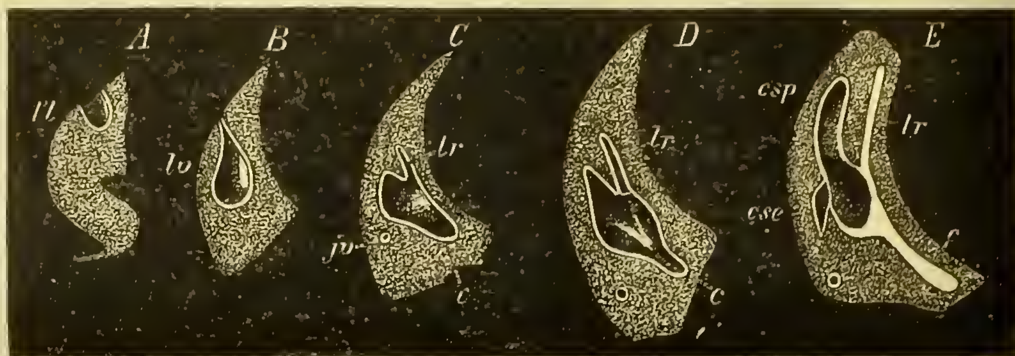
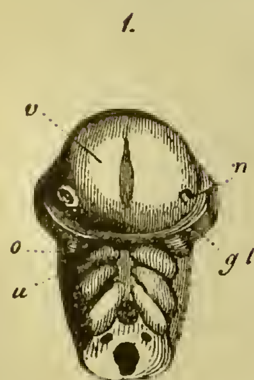
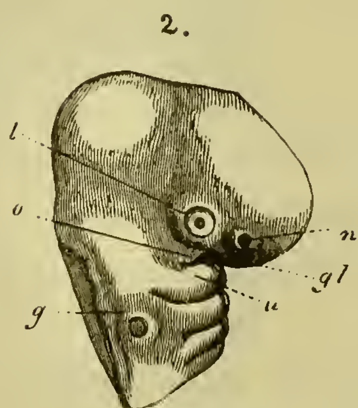


Fig. 336.





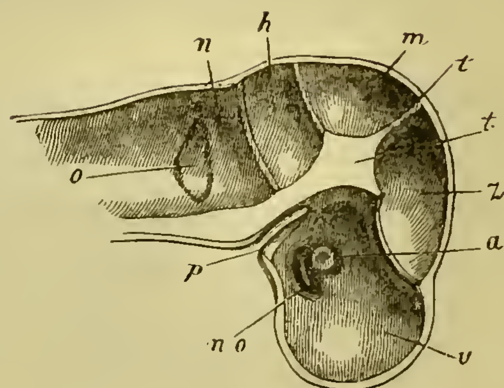


Fig. 337. Fig. 338. Fig. 339.

Fig. 336. **Entwickelung des Gehör-Labyrinthes** vom Hühnchen, in fünf aufeinander folgenden Stufen (*A*—*E*). (Senkrechte Querschnitte der Schädel-Anlage). *fl* Gehörgrübchen. *lv* Gehörbläschen. *lr* Labyrinth-Anhang. *c* Anlage der Schnecke. *csp* Hinterer Bogengang. *cse* Aeusserer Bogengang. *jr* Jugularvene. Nach Reissner.

Fig. 337, 338. **Kopf eines Hühner-Embryo**, vom dritten Brütetage: 337 von vorn, 338 von der rechten Seite. *n* Nasen-Anlage (Geruchs-Grübchen). *l* Augen-Anlage (Gesichts-Grübchen). *g* Ohr-Anlage (Gehör-Grübchen). *v* Vorderhirn. *gl* Augenspalte. *o* Oberkieferfortsatz. *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Nach Kölliker.

Fig. 239. **Urschädel des menschlichen Embryo** von vier Wochen, senkrecht durchschnitten und die linke Hälfte von innen her betrachtet. *v*, *z*, *m*, *h*, *n* Die fünf Gruben der Schädelhöhle, in denen die fünf Hirnblasen liegen (Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn). *o* Birnförmiges primäres Gehörbläschen (durchschimmernd). *a* Auge (durchschimmernd). *no* Sehnerv. *p* Canal der Hypophysis. *t* Mittlerer Schädelbalken. Nach Kölliker.

sich dasselbe von seiner Ursprungsstätte, der Hornplatte, ablöst, und nach innen und unten in den Schädel hineinwächst, geht seine rundliche Gestalt in eine birnförmige über (Fig. 336 *B lv*; 339 *o*). Der äussere Theil desselben nämlich verlängert sich in einen dünnen Stiel, der anfänglich noch durch einen engen Canal nach aussen

mündet (vergl. Fig. 184 *f*, S. 369). Das ist der sogenannte Labyrynth-Anhang (*Recessus labyrinthi*, Fig. 336 *lr*). Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich derselbe zu einem besonderen, mit Kalkkrystallen erfüllten Hohlraum, der bei einigen Urfischen sogar zeitlebens offen bleibt und oben auf dem Schädel nach aussen mündet (*Ductus endolymphaticus*). Bei den Säugethieren hingegen verkümmert der Labyrinth-Anhang. Er ist hier bloss von phylogenetischem Interesse, als ein rudimentäres Organ, welches jetzt keine physiologische Bedeutung mehr besitzt. Der unnütze Rest desselben durchzieht als ein enger Canal die Knochenwand des Felsenbeines und führt den Namen der „Wasserleitung des Vorhofs" (*Aquaeductus vestibuli*).

Nur der innere und der untere, blasenförmig erweiterte Theil des abgeschnürten Gehörbläschens entwickelt sich zu der höchst complicirten und differenzirten Bildung, welche man später unter dem Namen des „secundären Labyrinthes" zusammenfasst. Dieses Bläschen sondert sich schon frühzeitig in einen oberen grösseren und unteren kleineren Abschnitt. Aus dem ersteren entsteht der Gehörschlauch (*Utriculus*) mit den drei Bogengängen oder Ringcanälen; aus dem letzteren das Gehörsäckchen (*Sacculus*) mit der Schnecke (Fig. 336 *c*). Die drei Bogengänge entstehen als einfache taschenförmige Ausstülpungen des Schlauches (*cse* und *csp*). Im mittleren Theile jeder Ausstülpung verwachsen ihre beiden Wände und schnüren sich von dem Schlauche ab, während ihre beiden Enden in offener Verbindung mit dessen Höhlung bleiben. Alle Gnathostomen haben gleich dem Menschen drei Ringcanäle, während unter den Cyclostomen die Lampreten nur zwei und die Myxinoiden nur einen Ringcanal besitzen. Das höchst verwickelte Gebäude der Schnecke, welches zu den feinsten und bewunderungswürdigsten Anpassungs-Producten des Säugethier-Körpers gehört, entwickelt sich ursprünglich in der einfachsten Weise als eine flaschenförmige Ausbuchtung des Gehörsäckchens. Die verschiedenen ontogenetischen Ausbildungsstufen desselben finden sich, wie Hasse und Retzius gezeigt haben, in der Reihe der höheren Wirbelthiere neben einander bleibend vor [173]. Auch noch bei den Monotremen fehlt die schneckenförmige Spiralkrümmung der Cochlea, welche nur für die übrigen Säugethiere und den Menschen charakteristisch ist.

Der Gehörnerv (*Nervus acusticus*) oder der achte Gehirnnerv verbreitet sich mit dem einen Hauptaste auf der Schnecke, mit dem anderen Hauptaste auf den übrigen Theilen des Labyrinthes.

Vierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte des menschlichen Ohres.

I. **Erste Periode.** Der Gehörnerv ist ein gewöhnlicher sensibler Hautnerv, welcher sich auf einer Gehörplatte ausbreitet, einer besonderen Hautstelle des Kopfes mit differenzirter Hornplatte.

II. **Zweite Periode.** Die Gehörplatte vertieft sich grubenförmig und bildet ein besonderes Gehörgrübchen in der Haut, welches durch einen Ausführgang (den „Labyrinth-Anhang") aussen mündet.

III. **Dritte Periode.** Das Gehörgrübchen hat sich als geschlossenes, mit Flüssigkeit gefülltes Gehörbläschen von der Hornplatte abgeschnürt. In diesem bildet sich durch Kalkausscheidung ein Gehörstein. Der „Labyrinth-Anhang" wird rudimentär (Aquaeductus vestibuli).

IV. **Vierte Periode.** Das Gehörbläschen sondert sich in zwei zusammenhängende Theile: Gehörschlauch (Utriculus) und Gehörsäckchen (Sacculus). An jedes der beiden Bläschen tritt ein besonderer Hauptast des Gehörnerven heran.

V. **Fünfte Periode.** Aus dem Gehörschlauch wachsen drei Bogengänge oder Ringcanäle hervor (wie bei allen Kiefermäulern).

VI. **Sechste Periode.** Aus dem Gehörsäckchen wächst die Schnecke (Cochlea) hervor (bei Fischen und Amphibien sehr unbedeutend, erst bei den Amnioten als selbstständiger Theil entwickelt).

VII. **Siebente Periode.** Die erste Kiemenspalte (oder das „Spritzloch" der Selachier) verwandelt sich in Paukenhöhle und Eustachische Ohrtrompete: erstere wird aussen durch das Paukenfell geschlossen (Amphibien).

VIII. **Achte Periode.** Aus dem obersten Stücke des zweiten Kiemenbogens entwickelt sich ein stabförmiger Gehörknochen (Columella), welcher das Labyrinth mit dem Trommelfell verbindet (Amphibien, Reptilien).

IX. **Neunte Periode.** Die Columella der Reptilien verwandelt sich in den Steigbügel der Säugethiere, das Quadratbein der ersteren in den Ambos der letzteren und das anstossende Gelenkstück des Unterkiefers in den Hammer. Demnach entstehen Hammer und Ambos aus dem ersten, Steigbügel aus dem zweiten Kiemenbogen.

X. **Zehnte Periode.** Das äussere Ohr entwickelt sich nebst dem knöchernen Gehörgang. Die Ohrmuschel ist zugespitzt und beweglich (wie bei den meisten niederen Säugethieren).

XI. **Elfte Periode.** Die Ohrmuschel mit ihren Muskeln tritt ausser Gebrauch und wird rudimentäres Organ. Sie besitzt keine Spitze mehr, dagegen einen umgeklappten Rand und ein Ohrläppchen (bei den anthropoiden Affen und beim Menschen).

Einundvierzigigste Tabelle.

Uebersicht über die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Ohres.

I. Uebersicht über die Theile des inneren Ohres (Schallempfindungs-Apparat).

A. Producte der Hornplatte	1. Stiel der primären Gehörblase	1. Wasserleitung des Vorhofs (Ductus endolymphaticus)	*Aquaeductus vestibuli s. Recessus labyrinthi*
	2. 3. Oberes Stück der primären Gehörblase	2. Gehörschlauch	*Utriculus*
		3. Drei Ringcanäle oder Bogengänge	*Canales semicirculares*
	4. 5. Unteres Stück der primären Gehörblase	4. Gehörsäckchen	*Sacculus*
		5. Schnecke	*Cochlea*
B. Producte der Medullar-Platte	6. Nervenleiste an der Verschluss-Stelle des Hinterhirns	6. Gehörnerv	*Nervus acusticus*
C. Producte der Kopfplatte	7. Knöcherne Umhüllung des häutigen Labyrinthes	7. Knöchernes Labyrinth	*Labyrinthus osseus*
	8. Knöcherne Hülle des gesammten inneren Ohres	8. Felsenbein	*Os petrosum*

II. Uebersicht über die Theile des mittleren und äusseren Ohres (Schallleitungs-Apparat).

D. Producte der ersten Kiemenspalte	9. Innerer Theil der ersten Kiemenspalte	9. Ohrtrompete	*Tuba Eustachii*
	10. Mittlerer Theil der ersten Kiemenspalte	10. Paukenhöhle (Trommelhöhle)	*Cavum tympani*
	11. Verschlussstelle der ersten Kiemenspalte	11. Paukenfell (Trommelfell)	*Membrana tympani*
E. Producte der beiden ersten Kiemenbogen	12 Oberstes Stück des zweiten Kiemenbogens	12. Steigbügel (erster Gehörknochen)	*Stapes* (= *Columella*)
	13. Oberstes Stück des ersten Kiemenbogens	13. Ambos (zweiter Gehörknochen)	*Incus*
	14. Mittleres Stück des ersten Kiemenbogens	14. Hammer (dritter Gehörknochen)	*Malleus*
F. Producte der Kopfplatte	15. Paukenring (Annulus tympanicus)	15. Knöcherner äusserer Gehörgang	*Meatus auditorius osseus*
	16. Ringförmige Hautfalte an der Verschlussstelle der ersten Kiemenspalte	16. Ohrmuschel	*Concha auris*
		17. Rudimentäre Ohrmuskeln	*Musculi conchae*

Der Gehörnerv ist, wie Gegenbaur gezeigt hat, der sensible Dorsal-Ast eines spinalen Gehirn-Nerven, dessen motorischer Ventral-Ast der Bewegungs-Nerv der Gesichtsmuskeln (*Nervus facialis*) ist. Er ist daher phylogenetisch aus einem gewöhnlichen Hautnerven entstanden, mithin ganz anderen Ursprungs, als der Sehnerv und der Geruchsnerv, welche beide directe Ausstülpungen des Gehirns darstellen. In dieser Beziehung ist das Gehörorgan wesentlich vom Gesichts- und Geruchs-Organ verschieden. Der Gehörnerv entsteht aus exodermalen Bildungszellen des Hinterhirns und wächst aus der Nervenleiste hervor, welche sich aus dessen dorsaler Verschlussstelle entwickelt (Fig. 319 *spg*). Hingegen entwickeln sich die sämmtlichen häutigen, knorpeligen und knöchernen Umhüllungen des Gehör-Labyrinthes aus den mesodermalen Kopfplatten.

Ganz getrennt von dem Schallempfindungs-Apparate entwickelt sich der Schallleitungs-Apparat, den wir in dem äusseren und mittleren Ohre der Säugethiere vorfinden. Er ist ebenso phylogenetisch wie ontogenetisch als eine selbstständige secundäre Bildung zu betrachten, die erst nachträglich zu dem primären inneren Ohr hinzutritt. Die Entwickelung desselben ist jedoch nicht minder interessant und wird ebenfalls durch die vergleichende Anatomie vortrefflich erläutert. Bei allen Fischen und bei den noch tiefer stehenden niedersten Wirbelthieren existirt noch gar kein besonderer Schallleitungs-Apparat, kein äusseres und mittleres Ohr; diese haben nur ein Labyrinth, ein inneres Ohr, welches innen im Schädel liegt. Hingegen fehlt ihnen das Trommelfell, die Paukenhöhle und Alles, was dazu gehört. Das mittlere Ohr entwickelt sich erst in der Klasse der Amphibien, wo wir zuerst ein Trommelfell, eine Trommelhöhle und eine Ohrtrompete antreffen. Alle diese wesentlichen Bestandtheile des mittleren Ohres entstehen aus der ersten Kiemenspalte und deren Umgebung, welche bei den Urfischen zeitlebens als offenes „Spritzloch“ fortbesteht und zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen liegt. Beim Embryo der höheren Wirbelthiere verwächst sie in ihrem mittleren Theile, und diese Verwachsungsstelle gestaltet sich zum Trommelfell. Der nach aussen davon gelegene Rest der ersten Kiemenspalte ist die Anlage des äusseren Gehörganges. Aus dem inneren Theile derselben entsteht die Paukenhöhle und weiter nach innen die Eustachische Trompete. In Zusammenhang damit steht die Entwickelung der drei Gehörknöchelchen aus den beiden ersten Kiemenbogen: Hammer und Ambos bilden sich aus dem ersten, der Steigbügel hingegen aus dem obersten Ende des zweiten Kiemenbogens [174].

Was schliesslich das äussere Ohr betrifft, nämlich die Ohrmuschel und den äusseren Gehörgang, der von da aus bis zum Trommelfell hinführt, so entwickeln sich diese Theile in einfachster Weise aus der Hautdecke, welche die äussere Mündung der ersten Kiemenspalte begrenzt. Die Ohrmuschel erhebt sich hier in Gestalt einer ringförmigen Hautfalte, in der später Knorpel und Muskeln entstehen (Fig. 328 S. 670). Uebrigens ist dieses Organ bloss der Klasse der Säugethiere eigenthümlich. Ursprünglich fehlt dasselbe hier noch der niedersten Abtheilung, den Schnabelthieren oder Monotremen. Dagegen findet es sich bei den übrigen auf sehr verschiedenen Stufen der Entwickelung und theilweise auch der Rückbildung vor. Rückgebildet ist die Ohrmuschel bei den meisten im Wasser lebenden Säugethieren. Die Mehrzahl derselben hat sie sogar ganz verloren, so namentlich die Seerinder und Walfische und die meisten Robben. Hingegen ist die Ohrmuschel bei der grossen Mehrzahl der Beutelthiere und Placentalthiere gut entwickelt, dient zum Auffangen und Sammeln der Schallwellen und ist mit einem sehr entwickelten Muskel-Apparat versehen, mittelst dessen die Ohrmuschel frei nach allen Seiten gedreht und zugleich ihre Gestalt verändert werden kann. Sie wissen, wie kräftig und frei unsere Haussäugethiere, die Pferde, Rinder, Hunde, Kaninchen u. s. w. ihre Ohren „spitzen", aufrichten und nach verschiedenen Richtungen bewegen. Dasselbe thun die meisten Affen noch heute, und dasselbe konnten auch früher unsere älteren Affen-Ahnen thun. Aber die jüngeren Affen-Ahnen, die wir mit den anthropoiden Affen (Gorilla, Schimpanse u. s. w.) gemein haben, gewöhnten sich jene Ohr-Bewegungen ab, und daher sind die bewegenden Muskeln allmählich rudimentär und nutzlos geworden. Trotzdem besitzen wir dieselben noch heute (Fig. 340). Auch können einzelne Menschen noch ihre Ohren mittelst der Vorzieh-

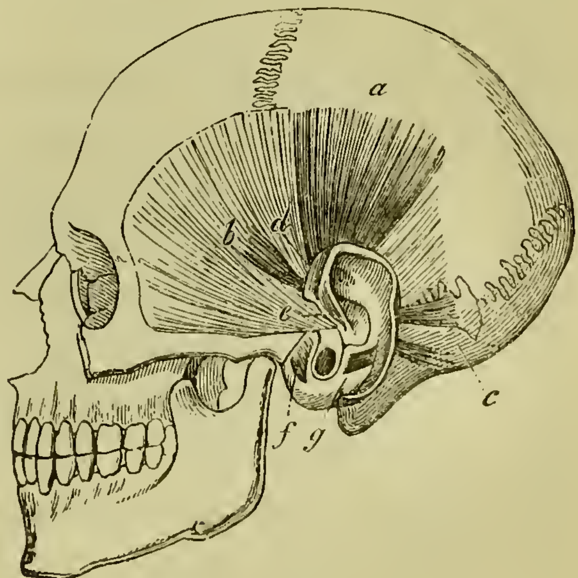


Fig. 340. **Die rudimentären Ohrmuskeln am menschlichen Schädel.** *a* Aufzieh-Muskel (*M. attollens*). *b* Vorzieh-Muskel (*M. attrahens*). *c* Rückzieh-Muskel (*M. retrahens*). *d* Grosser Ohrleisten-Muskel (*M. helicis major*). *e* Kleiner Ohrleisten-Muskel (*M. helicis minor*). *f* Ohrecken-Muskel (*Musculus tragicus*). *g* Gegenecken-Muskel (*Musculus antitragicus*). Nach H. Meyer.

muskeln (*b*) und der Rückziehmuskeln (*c*) ein wenig nach vorn oder nach hinten bewegen; und durch fortgesetzte Uebung kann man diese Bewegungen allmählich verstärken. Hingegen ist kein Mensch mehr im Stande, die Ohrmuschel durch den Aufziehmuskel (*a*) in die Höhle zu ziehen, oder durch die kleinen inneren Ohrmuskeln (*d*, *e*, *f*, *g*) ihre Gestalt zu verändern. Diese Muskeln, die unseren Vorfahren sehr nützlich waren, sind für uns bedeutungslos geworden. Dasselbe gilt für die meisten anthropoiden Affen.

Auch die charakteristische Gestalt unserer menschlichen Ohrmuschel, insbesondere den umgeklappten Rand, die Leiste (*Helix*) und das Ohrläppchen theilen wir nur mit den höheren anthropoiden Affen: Gorilla, Schimpanse und Orang. Hingegen besitzen die niederen Affen ein zugespitztes Ohr ohne Leistenrand und ohne Ohrläppchen, wie die anderen Säugethiere. Darwin hat aber gezeigt, dass am oberen Theile des umgeklappten Leistenrandes bei manchen Menschen ein kurzer spitzer Fortsatz nachzuweisen ist, den die meisten von uns nicht besitzen. Bei einzelnen Individuen ist dieser Fortsatz sehr stark entwickelt. Derselbe kann nur gedeutet werden als Rest der ursprünglichen Spitze des Ohres, welche in Folge der Umklappung des Randes nach vorn und innen geschlagen worden ist. Vergleichen wir in dieser Beziehung die Ohrmuschel des Menschen und der verschiedenen Affen, so finden wir, dass dieselben eine zusammenhängende Reihe von Rückbildungen darstellen. Bei den gemeinsamen catarhinen Vorfahren der Anthropoiden und des Menschen hat diese Rückbildung damit begonnen, dass die Ohrmuschel zusammengeklappt wurde. In Folge dessen ist der Leistenrand entstanden, an welchem jene bedeutungsvolle Ecke vorspringt, der letzte Rest von der frei hervorragenden Spitze des Ohres bei unseren älteren Affen-Ahnen. So ist auch hier durch die vergleichende Anatomie die sichere Ableitung dieses menschlichen Organes von dem gleichen, aber höher entwickelten Organe der niederen Säugethiere möglich. Zugleich zeigt uns die vergleichende Physiologie, dass dasselbe bei den letzteren von mehr oder minder hohem physiologischen Werthe, hingegen bei den Anthropoiden und beim Menschen ein unnützes rudimentäres Organ ist. Die Schall-Leitung wird durch den Verlust der Ohrmuschel kaum beeinträchtigt. Hieraus erklärt sich auch die ausserordentlich mannichfaltige Gestalt und Grösse der Ohrmuschel bei den verschiedenen Menschen; sie theilt diesen hohen Grad von Veränderlichkeit mit anderen rudimentären Organen [175].

Sechsundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unserer Bewegungs-Organe.

„Der Leser möge bei der Beurtheilung des Ganzen, vom Einzelnen ausgehend, die thatsächlichen Grundlagen prüfen, auf welche ich meine Folgerungen stütze. Aber ebenso nöthig ist wieder die Verknüpfung der einzelnen Thatsachen und deren Werthschätzung für's Ganze. Wer von vornherein in der Organismen-Welt nur zusammenhangslose Existenzen sieht, bei denen etwaige Uebereinstimmungen der Organisation als zufällige Aehnlichkeiten erscheinen, der wird den Resultaten dieser Untersuchung fremd bleiben; nicht bloss weil er die Folgerungen nicht begreift, sondern vorzugsweise weil ihm die Bedeutung der Thatsachen entgeht, auf welche ene sich gründen. Die Thatsache an sich ist aber ebenso wenig ein wissenschaftliches Ergebniss, als eine Wissenschaft aus blossen Thatsachen sich zusammensetzt. Was letztere zur Wissenschaft bildet, ist ihre Verknüpfung, durch jene combinatorische Denkthätigkeit, welche die Beziehung der Thatsachen zu einander bestimmt."

Carl Gegenbaur (1872).

Active und passive Bewegungs-Organe: Muskel-System und Skelet-System. Primär-Skelet: Chorda. Secundär-Skelet: Perichorda. Kopf-Skelet (Schädel) und Rumpf-Skelet (Wirbelsäule). Skelet der Gliedmaassen. Entstehung der fünfzehigen Füsse aus vielzehigen Flossen. Hautmuskeln und Skeletmuskeln.

Inhalt des sechsundzwanzigsten Vortrages.

Das Motorium der Wirbelthiere. Zusammensetzung desselben aus den passiven und activen Bewegungs-Organen (Skelet und Muskeln). Die Bedeutung des inneren Skelets der Wirbelthiere. Zusammensetzung der Wirbelsäule. Bildungs- und Zahlen-Verhältnisse der Wirbel. Rippen und Brustbein. Keimesgeschichte der Wirbelsäule. Chorda und Perichorda (Chordascheide). Muskelplatten der Ursegmente. Metameren-Bildung. Knorpelige und knöcherne Wirbel. Zwischenwirbelscheiben. Kopf-Skelet (Schädel und Kiemenbogen). Wirbeltheorie des Schädels: Goethe und Oken, Huxley und Gegenbaur. Urschädel oder Primordial-Cranium. Zusammensetzung aus mindestens neun verschmolzenen Metameren. Kiemenbogen (Kopfrippen). Skelet der beiden Paare Gliedmaassen oder Extremitäten. Entstehung der fünfzehigen Gangfüsse aus der vielzehigen Fischflosse. Die Urflosse der Selachier: Archipterygium von Gegenbaur. Uebergang der gefiederten oder zweizeiligen in die halbgefiederte oder einzeilige Flosse. Rückbildung der Flossenstrahlen oder Zehen. Polydactylie und Pentadactylie. Vergleichung der Vorderbeine (Brustflossen) und der Hinterbeine (Bauchflossen). Schultergürtel und Beckengürtel. Keimesgeschichte der Gliedmaassen. Entwickelungsgeschichte der Muskeln. Hautmuskulatur und Skeletmuskulatur.

Litteratur:

Johannes Müller, 1834—1845. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Heinrich Rathke, 1834—1860. *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungs-Geschichte des Menschen und der Thiere.*

Carl Gegenbaur, 1864—1872. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I.—III. Heft. Ferner: Morphologisches Jahrbuch* 1876—1891, *Bd. I—XVII.*

Thomas Huxley, 1873. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere.*

W. K. Parker *und* **G. T. Betany**, 1879. *Die Morphologie des Schädels.*

Emil Rosenberg, 1876. *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. (Morphol. Jahrb., Bd. I.)*

Robert Wiedersheim, 1875—1879. *Vergleichende Anatomie der Amphibien (Gymnophionen, Salamandrinen).*

Oscar Hertwig, 1876—1881. *Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb., Bd. II, V, VII.*

Hermann Klaatsch, 1890. *Zur Morphologie der Fisch-Schuppen und zur Geschichte der Hartsubstanz-Gewebe. Morphol. Jahrb., Bd. XVI.*

Philipp Stöhr, 1879—1882. *Zur Entwickelungsgeschichte des Schädels.*

K. Hoffmann, 1879. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.*

Anton Schneider, 1879. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere.*

Hans Gadow 1880. *Beiträge zur Myologie. Morphol. Jahrb., Bd. VII.*

J. W. Van Wijhe, 1882. *Ueber die Mesoderm-Segmente und die Entwickelung der Nerven des Selachier-Kopfes.*

L. Testut 1884. *Les Anomalies musculaires chez l' homme expliquées par l' anatomie comparée.*

Georg Ruge, 1887. *Untersuchungen über die Gesichts-Muskulatur der Primaten.*

Max Fürbringer, 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungs-Organe.*

Edward Cope, 1883. *The Vertebrata of the cretaceous formations of the West.* 75 *Plates.*

XXVI.

Meine Herren!

Unter denjenigen Organisations-Verhältnissen, welche für den Stamm der Wirbelthiere als solchen vorzugsweise charakteristisch sind, nimmt ohne Zweifel die eigenthümliche Einrichtung des Bewegungs-Apparates oder des „Locomotoriums“ eine der ersten Stellen ein. Den wichtigsten Bestandtheil dieses Apparates bilden zwar, wie bei allen höheren Thieren, die activen Bewegungsorgane, die Muskeln oder die Stränge des Fleisches; denn vermöge ihrer eigenthümlichen „Contractilität“ besitzen dieselben die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen und zu verkürzen. Dadurch werden die einzelnen Theile des Körpers gegen einander bewegt und zugleich auch der gesammte Körper von Ort und Stelle bewegt. Aber die Anordnung dieser Muskeln und ihre Beziehung zu dem festen Skelet ist bei den Wirbelthieren ganz eigenthümlich und verschieden von derjenigen aller Wirbellosen.

Bei den meisten niederen Thieren, namentlich den Würmern, finden wir, dass die Muskeln eine einfache, dünne, unmittelbar unter der äusseren Hautdecke gelegene Fleischschicht bilden. Dieser „Hautmuskelschlauch“ steht mit der Hautdecke selbst im engsten Zusammenhange, und ähnlich verhält es sich auch im Stamme der Weichthiere. Auch in der grossen Abtheilung der Gliederthiere, in den Klassen der Krebse, Spinnen, Tausendfüsser und Insecten, finden wir noch ein ähnliches Verhältniss, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Hautdecke einen festen Panzer bildet: ein aus Chitin (und oft zugleich aus kohlensaurem Kalk) gebildetes starres Hautskelet. Dieser äussere Chitinpanzer erfährt sowohl am Rumpfe, als an den Gliedmaassen der Gliederthiere eine höchst mannichfaltige Gliederung, und dem entsprechend erscheint auch das Muskel-System, dessen contractile Fleischstränge im Inneren der Chitinröhren angebracht sind, ausserordentlich mannichfaltig gegliedert. Den directen Gegensatz hierzu bilden die Wirbelthiere. Bei ihnen allein entwickelt sich ein festes inneres Skelet, ein aus

Knorpel oder Knochen gebildetes inneres Gerüst, an welchem sich die Muskeln des Fleisches äusserlich befestigen und eine feste Stütze finden. Dieses Knochengerüste stellt einen zusammengesetzten Hebelapparat, einen passiven Bewegungs-Apparat dar. Die starren Theile desselben, die Hebelarme oder Knochen, werden durch die activ beweglichen Muskelstränge, wie durch Zugseile gegen einander bewegt. Dieses ausgezeichnete Locomotorium und namentlich dessen feste centrale Axe, die Wirbelsäule, ist eine besondere Eigenthümlichkeit der Vertebraten, und gerade desshalb hat man ja die ganze Abtheilung schon seit langer Zeit Wirbelthiere genannt.

Nun hat sich aber das innere Skelet bei den verschiedenen Klassen der Wirbelthiere trotz der Gleichartigkeit der ersten Anlage so mannichfaltig und eigenthümlich entwickelt, und bei den höheren Abtheilungen derselben zu einem so zusammengesetzten Apparate gestaltet, dass gerade hier die vergleichende Anatomie eine Hauptfundgrube besitzt. Das erkannte bereits die ältere Naturphilosophie im Anfange unseres Jahrhunderts und bemächtigte sich gleich anfangs mit besonderer Vorliebe dieses höchst dankbaren Materials. Auch die Wissenschaft, die wir gegenwärtig in höherem, philosophischen Sinne „Vergleichende Anatomie" nennen, hat auf diesem Gebiet ihre reichste Ernte gehalten. Die vergleichende Anatomie der Gegenwart hat das Skelet der Wirbelthiere gründlicher erkannt und seine Bildungsgesetze mit mehr Erfolg entschleiert, als dies bei irgend einem anderen Organ-Systeme des Thierkörpers der Fall gewesen ist. Hier mehr als irgendwo gilt der bekannte und viel citirte Spruch, in welchem Goethe das allgemeinste Resultat seiner Untersuchungen über Morphologie zusammenfasste:

„Alle Gestalten sind ähnlich, doch keine gleichet der andern;
„Und so deutet der Chor auf ein geheimes Gesetz."

Und heute, wo wir dieses „geheime Gesetz" erkannt, dieses „heilige Räthsel" durch die Descendenz-Theorie gelöst haben, wo wir die Aehnlichkeit der Gestalten durch die Vererbung, ihre Ungleichheit durch die Anpassung erklären, heute können wir in dem ganzen reichen Arsenal der vergleichenden Anatomie keine Waffen finden, welche die Wahrheit der Abstammungslehre kräftiger vertheidigten, als die Vergleichung des inneren Skelets bei den verschiedenen Wirbelthieren. Wir dürfen daher schon von vornherein erwarten, dass dieselbe auch für unsere Anthropogenie eine ganz besondere Bedeutung besitzt. Das innere Skelet der Wir-

belthiere ist eines von jenen Organen, über dessen Phylogenie wir durch die vergleichende Anatomie viel wichtigere und tiefere Aufschlüsse erhalten, als durch die Ontogenie[176].

Bei keinem anderen Organ-Systeme drängt sich dem vergleichenden Beobachter so klar und so unmittelbar, wie bei dem inneren Skelete der Wirbelthiere, die Nothwendigkeit des phylogenetischen Zusammenhanges der verwandten und doch so verschiedenen Gestalten auf. Wenn wir das Knochengerüste des Menschen mit demjenigen der übrigen Säugethiere und dieses wiederum mit dem der niederen Wirbelthiere denkend vergleichen, so müssen wir daraus allein schon die Ueberzeugung von der wahren Stammes-Verwandtschaft aller Wirbelthiere schöpfen. Denn alle die einzelnen Theile, welche dieses Knochengerüst zusammensetzen, finden sich zwar in mannichfach verschiedener Form, aber in derselben charakteristischen Lagerung und Verbindung auch bei den anderen Säugethieren vor; und wenn wir von diesen abwärts die anatomischen Verhältnisse des Skelets vergleichend verfolgen, so können wir überall einen ununterbrochenen und unmittelbaren Zusammenhang zwischen den verschiedenartigen und anscheinend so abweichenden Bildungen nachweisen, und alle können wir schliesslich von einer einfachsten gemeinsamen Grundform ableiten. Hieraus allein schon muss sich für jeden Anhänger der Entwickelungslehre mit voller Sicherheit ergeben, dass alle Wirbelthiere mit Inbegriff des Menschen von einer einzigen gemeinsamen Stammform, von einem Urwirbelthiere, abzuleiten sind. Denn die morphologischen Verhältnisse des inneren Skelets und ebenso auch des dazu in engster Wechselbeziehung stehenden Muskelsystems sind der Art, dass man gerade hier unmöglich an einen polyphyletischen Ursprung, an eine Abstammung von mehreren verschiedenen Wurzelformen denken kann. Unmöglich kann man bei reiflichem Nachdenken die Annahme gelten lassen, dass die Wirbelsäule mit ihren verschiedenen Anhängen, oder dass das Skelet der Gliedmaassen mit seinen vielfach differenzirten Theilen mehrmals im Laufe der Erdgeschichte entstanden sei, und dass die verschiedenen Wirbelthiere demnach von verschiedenen Descendenz-Linien wirbelloser Thiere abzuleiten seien. Vielmehr drängt gerade hier die vergleichende Anatomie und Ontogenie mit unwiderstehlicher Gewalt zu der monophyletischen Ueberzeugung, dass das Menschengeschlecht ein jüngstes Aestchen desselben gewaltigen, einheitlichen Stammes ist, aus dessen Zweigwerk auch alle übrigen Wirbelthiere entsprungen sind.

Zweiundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung des menschlichen Skelets.

A. Central-Skelet oder Axen-Skelet. Rückgrat (Chordoskeleton).

Aa: Wirbelkörper und Obere Bögen.		Ab: Untere Wirbelbogen.	
1. Schädel (*Cranium*)	1 a Prävertebraler Sch. 1 b Vertebraler Schädel	1. Kiemenbogen-Producte	*Producta arcuum branchialium*
2. Wirbelsäule (*Vertebrarium*)	7 Halswirbel 12 Brustwirbel 5 Lendenwirbel 5 Kreuzwirbel 4 Schwanzwirbel	2. Rippen und Brustbein	*Costae et Sternum*

B Gürtel-Skelet der Gliedmaassen (Zonoskeleton).

Ba: Gürtel-Skelet der Vorderbeine: Schultergürtel (*Scapulozona*).		Bb: Gürtel-Skelet der Hinterbeine: Beckengürtel (*Pelycozona*).	
1. Schulterblatt	*Scapula*	1. Darmbein	*Os ilium*
[2. Urschlüsselbein	*Procoracoides* †]	2. Schambein	*Os pubis*
[3. Rabenbein	*Coracoides* †]	3. Sitzbein	*Os ischii*
4. Schlüsselbein	*Clavicula*	— — —	— — — —

C. Glieder-Skelet der Gliedmaassen (Meloskeleton).

Ca: Glieder-Skelet der Vorderbeine: (*Carpomela.*)		Cb: Glieder-Skelet der Hinterbeine: (*Tarsomela.*)	
I. Erster Abschnitt: Oberarm.		I. Erster Abschnitt: Oberschenkel.	
1. Oberarmbein	*Humerus*	1. Oberschenkelbein	*Femur*
II. Zweiter Abschnitt: Unterarm.		II. Zweiter Abschnitt: Unterschenkel.	
2. Speichenbein	*Radius*	2. Schienbein	*Tibia*
3. Ellenbein	*Ulna*	3. Wadenbein	*Fibula*
III. Dritter Abschnitt: Hand.		III. Dritter Abschnitt: Fuss.	

III. A. Handwurzel	*Carpus*	III. A. Fusswurzel	*Tarsus*
Ursprüngliche Stücke	Umgebildete Stücke	Ursprüngliche Stücke	Umgebildete Stücke
a. Radiale	= *Scaphoideum*	a. Tibiale b. Intermedium	= *Astragalus*
b. Intermedium	= *Lunatum*		
c. Ulnare	= *Triquetrum*	c. Fibulare	= *Calcaneus*
d. Centrale	= *Centrale*	d. Centrale	= *Naviculare*
e. Carpale I	= *Trapezium*	e. Tarsale I	= *Cuneiforme* I
f. Carpale II	= *Trapezoides*	f. Tarsale II	= *Cuneiforme* II
g. Carpale III	= *Capitatum*	g. Tarsale III	= *Cuneiforme* III
h. Carpale IV + V	= *Hamatum*	h. Tarsale IV + V	= *Cuboides*

III. B. Mittelhand *Metacarpus* (5).	III. B. Mittelfuss *Metatarsus* (5).
III. C. Fünf Finger; *Digiti* (14 Knochen: *Phalanges*).	III. C. Fünf Zehen; *Digiti* (14 Knochen: *Phalanges*).

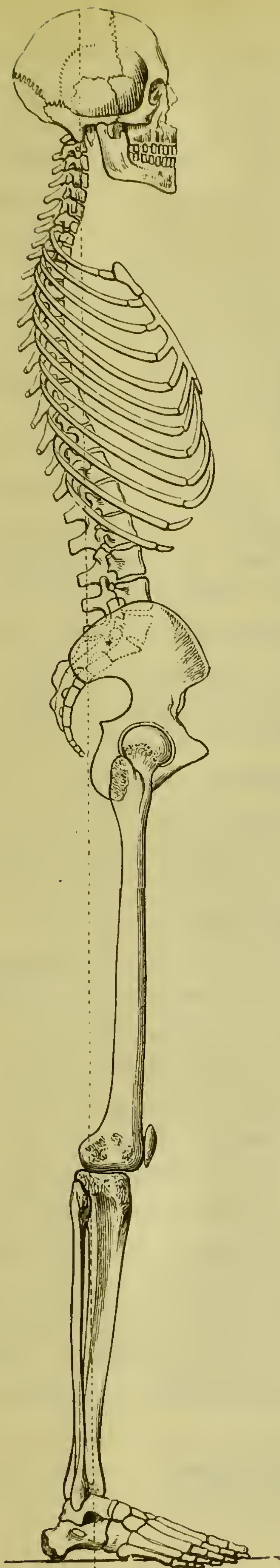
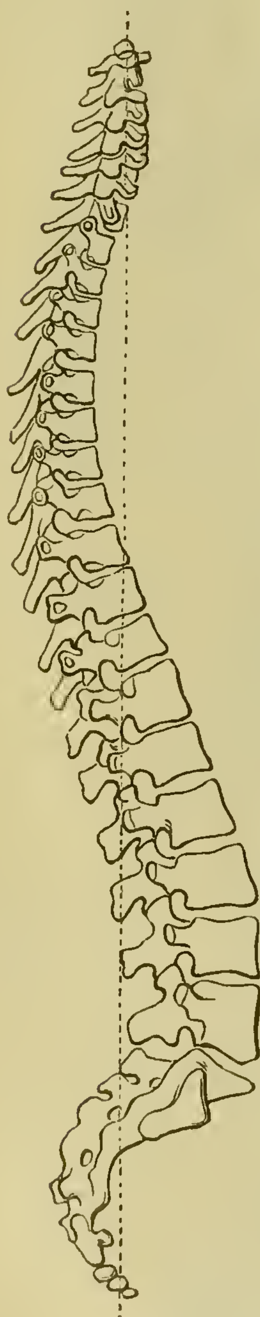


Fig. 341.

Fig. 342.

Um nun eine Anschauung von den Grundzügen der Entwickelungsgeschichte des menschlichen Skelets zu erlangen, müssen wir zunächst die Zusammensetzung desselben beim entwickelten Menschen übersichtlich ins Auge fassen (vergl. die 42ste Tabelle und Fig. 341, das Skelet des Menschen von der rechten Seite, ohne Arme; Fig. 342, das ganze Skelet von vorn). Wie bei allen anderen Säugethieren, so unterscheiden wir auch beim Menschen zunächst das Axenskelet oder Rückgrat und das Anhangsskelet oder das Knochengerüst der Gliedmaassen. Das Rückgrat (*Chordoskeleton*) besteht aus der Wirbelsäule oder dem Rumpfskelet, und aus dem Schädel oder dem Kopfskelet; das letztere erscheint als das eigenthümlich umgebildete vorderste Stück des ersteren. Als Anhänge an der Wirbelsäule finden wir die Rippen, am Schädel das Zungenbein und den Unterkiefer, und die anderen Producte der Kiemenbogen. Das Skelet der zwei Paar Gliedmaassen oder Extremitäten setzt sich aus zweierlei verschiedenen Theilen zusammen, aus dem Knochengerüste der eigentlichen, frei vorspringenden Extremitäten (*Meloskeleton*) und aus dem inneren Gürtelskelet, durch das die letzteren sich mit der Wirbelsäule verbinden (*Zonoskeleton*). Das Gürtelskelet der Arme (oder „Vorderbeine", *Carpomela*) ist der Schultergürtel (*Scapulozona*); das Gürtelskelet der Beine (oder eigentlich der „Hinterbeine", *Tarsomela*) bildet der Beckengürtel (*Pelycozona*).



Die knöcherne Wirbelsäule des Menschen (*Columna vertebralis* oder *Vertebrarium*, Fig. 343) ist aus 33—35 ringförmigen Knochenstücken zusammengesetzt, welche in einer Reihe hinter einander (bei der gewöhnlichen aufrechten Stellung des Menschen über einander) liegen. Diese Knochenstücke, die Wirbel (*Vertebrae*) sind durch elastische Polster, die Zwischenwirbelscheiben (*Ligamenta intervertebralia*), von einander getrennt und zugleich durch Gelenke mit einander verbunden, so dass die ganze Wirbelsäule zwar ein festes und solides, aber doch zugleich biegsames und elastisches, nach allen Richtungen frei bewegliches

Fig. 343. **Die Wirbelsäule des Menschen** (in aufrechter Stellung, von der rechten Seite). Nach H. Meyer.

Axengerüste darstellt. In den verschiedenen Gegenden des Rumpfes zeichnen sich die Wirbel durch verschiedene Gestalt und Verbindung aus, und danach unterscheidet man an der menschlichen Wirbelsäule in der Richtung von oben nach unten folgende Gruppen: 7 Halswirbel, 12 Brustwirbel, 5 Lendenwirbel, 5 Kreuzwirbel und 4—6 Schwanzwirbel. Die obersten, zunächst an den Schädel anstossenden sind die Halswirbel (Fig. 344), ausgezeichnet durch ein Loch, welches sich in jedem der beiden seitlich abgehenden Querfortsätze

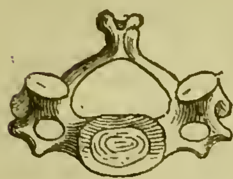


Fig. 344.



Fig. 345.

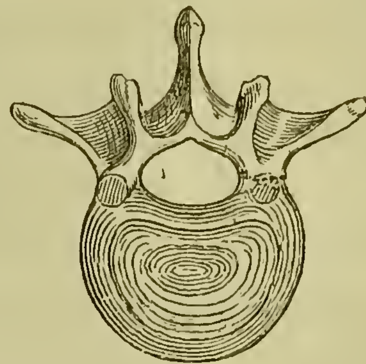


Fig. 346.

Fig. 344. **Der dritte Halswirbel** des Menschen.
Fig. 345. **Der sechste Brustwirbel** des Menschen.
Fig. 346. **Der zweite Lendenwirbel** des Menschen.

findet. Die Zahl der Halswirbel beträgt beim Menschen sieben, und ebenso bei fast allen übrigen Säugethieren, mag nun der Hals so lang sein wie beim Kamel und der Giraffe, oder so kurz wie beim Maulwurf und Igel. Diese beständige Siebenzahl, welche nur wenige (durch Anpassung erklärte) Ausnahmen hat, ist ein redender Beweis für die gemeinsame Descendenz aller Säugethiere; sie lässt sich nur durch die strenge Vererbung von einer gemeinsamen Stammform erklären, von einem Ursäugethier, welches sieben Halswirbel besass. Wäre jede Thierart für sich geschaffen worden, so würde es viel zweckmässiger gewesen sein, die langhalsigen Säugethiere mit einer grösseren, die kurzhalsigen mit einer kleineren Anzahl von Halswirbeln auszustatten. Auf die Halswirbel folgen zunächst die Brustwirbel, deren Zahl beim Menschen wie bei den meisten anderen Säugethieren 12—13 beträgt (gewöhnlich 12). Jeder Brustwirbel (Fig. 345) trägt seitlich, durch Gelenke verbunden, ein Paar Rippen, lange Knochenspangen, welche in der Brustwand liegen und diese stützen. Die zwölf Rippenpaare bilden zusammen mit den verbindenden Zwischenrippenmuskeln und mit dem Brustbein, welches vorn die Enden der rechten und linken Rippen verbindet, den Brustkorb (*Thorax*). In diesem elastischen und doch festen Brustkorb liegen die beiden

Lungen und dazwischen das Herz. Auf die Brustwirbel folgt ein kurzer, aber starker Abschnitt der Wirbelsäule, der aus 5 grossen Wirbeln gebildet wird. Das sind die Lendenwirbel (Fig. 346), welche keine Rippen tragen und keine Löcher in den Querfortsätzen zeigen. Dann folgt dahinter das Kreuzbein, welches zwischen die beiden Hälften des Beckengürtels eingefügt ist. Dieses Kreuzbein wird durch fünf feste, völlig mit einander verschmolzene Kreuzwirbel gebildet. Endlich zuletzt kommt eine kleine, rudimentäre Schwanzwirbelsäule, das sogenannte Steissbein (*Coccyx*). Dieses Steissbein besteht aus einer wechselnden Anzahl (gewöhnlich 4, seltener 3 oder 5—6) kleiner verkümmerter Wirbel, und ist ein nutzloses, rudimentäres Organ, welches sowohl beim Menschen wie bei den schwanzlosen Affen, den Anthropoiden, gar keine physiologische Bedeutung mehr besitzt. (Vergl. Fig. 286—290, S. 608.) Aber morphologisch ist dasselbe von hohem Interesse, als ein unwiderleglicher Beweis, dass der Mensch und die Anthropoiden von langschwänzigen Affen abstammen. Denn nur durch diese Annahme lässt sich die Existenz dieses rudimentären Schwanzes überhaupt erklären. Beim menschlichen Embryo ragt sogar der Schwanz in frühen Perioden der Keimesgeschichte beträchtlich frei hervor. (Vergl. Taf. VI—IX und Fig. 170—173.) Später verwächst er und ist äusserlich nicht mehr sichtbar. Aber die Reste der verkümmerten Schwanzwirbel und der sie früher bewegenden rudimentären Muskeln bleiben zeitlebens bestehen. Nach der Behauptung älterer Anatomen ist das Schwänzchen beim menschlichen Weibe gewöhnlich um einen Wirbel länger als beim Manne (hier 4, dort 5 Wirbel)[177].

	Wirbel-Zahlen verschiedener Catarhinen	Hals-wirbel	Brust-wirbel	Lenden-wirbel	Kreuz-wirbel	Schwanz-wirbel	Summa
Schwanzlose	Mensch (Fig. 290, 343)	7	12	5	5	4	33
	Orang (Fig. 287)	7	12	5	4	5	33
	Gibbon (Fig. 282, 286)	7	13	5	4	3	32
	Gorilla (Fig. 283, 289)	7	13	4	4	5	33
	Schimpanse (Fig. 288)	7	14	4	4	5	34
Geschwänzte	Maudrill (*Mormon choras*)	7	13	6	3	5	34
	Drill (*Mormon lencophaeus*)	7	12	7	3	8	37
	Rhesus (*Inuus rhesus*)	7	12	7	2	18	46
	Sphinx (*Papio sphinx*)	7	13	6	3	24	53
	Simpai (*Semnopithecus melas*)	7	12	7	3	31	60

Die Zahl der Wirbel in der menschlichen Wirbelsäule beträgt gewöhnlich zusammen 33. Es ist jedoch von Interesse, dass diese Zahl häufig abgeändert wird, indem einer oder der andere Wirbel ausfällt, oder indem ein neuer überzähliger Wirbel sich einschaltet. Auch bildet sich nicht selten am letzten Halswirbel oder am ersten Lendenwirbel eine frei bewegliche Rippe, so dass dann 13 Brustwirbel neben 6 Halswirbeln oder 4 Lendenwirbeln bestehen. In dieser Weise können die angrenzenden Wirbel der verschiedenen Abtheilungen der Wirbelsäule sich einander stellvertretend ersetzen. Auf der anderen Seite zeigt die vorstehende Zusammenstellung der Wirbel-Zahlen verschiedener schwanzloser und geschwänzter Catarhinen, wie beträchtlichen Schwankungen diese Zahlen selbst innerhalb dieser einen Familie unterliegen [178]).

Um die Entwickelungsgeschichte der menschlichen Wirbelsäule zu verstehen, müssen wir nun die Gestalt und Zusammenfügung der Wirbel zunächst noch etwas näher betrachten. Jeder Wirbel hat im Allgemeinen die Gestalt eines Siegelringes (Fig. 344—346). Der dickere Theil desselben, der der Bauchseite zugekehrt ist, heisst der Wirbelkörper und bildet eine kurze Knochenscheibe; der dünnere Theil desselben bildet einen halbkreisförmigen Bogen, den Wirbelbogen, welcher der Rückenseite zugewendet ist. Die Bogen aller hinter einander liegenden Wirbel sind durch dünne „Zwischenbogenbänder“ (*Ligamenta intercruralia*) in der Weise mit einander verbunden, dass der von ihnen gemeinschaftlich umschlossene Hohlraum einen langen Canal herstellt. In diesem Rückgrat-Canal oder Wirbel-Canal liegt, wie Ihnen bereits bekannt ist, der Rumpftheil des Centralnervensystems, das Rückenmark. Der Kopftheil desselben, das Gehirn, ist in der Schädelhöhle eingeschlossen, und der Schädel selbst ist dementsprechend nicht Anderes, als das vorderste, eigenthümlich umgebildete oder modificirte Stück der Wirbelsäule. Die Basis oder die Bauchseite der blasenförmigen Schädelkapsel entspricht ursprünglich einer Anzahl von verwachsenen Wirbelkörpern, ihre Wölbung oder Rückenseite dagegen den verschmolzenen oberen Wirbelbogen, welche zu letzteren gehören.

Während die festen, massiven Wirbelkörper die eigentliche Central-Axe des Skelets herstellen, dienen die dorsalen Bogen zum Schutze des davon umschlossenen Centralmarks. Aehnliche Bogen entwickeln sich aber auch auf der Bauchseite zum Schutze der Brust- und Baucheingeweide. Solche untere oder ventrale Wirbelbogen, die von der Bauchseite der Wirbelkörper abgehen, bilden bei vielen niederen Wirbelthieren einen Canal, in welchem

die grossen Blutgefässe an der unteren Fläche der Wirbelsäule (Aorta und Schwanzvene) eingeschlossen sind. Bei den höheren Wirbelthieren geht die Mehrzahl dieser unteren Wirbelbogen verloren oder wird rudimentär. Aber am Brustabschnitte der Wirbelsäule entwickeln sich dieselben zu selbstständigen starken Knochenbogen, den Rippen (*Costae*). In der That sind die Rippen weiter Nichts als mächtige, selbstständig gewordene, untere Wirbelbogen, welche ihre ursprüngliche Verbindung mit den Wirbelkörpern gelöst haben. Desselben Ursprungs sind die Ihnen bereits bekannten Kiemenbogen; diese sind eigentlich als „Kopfrippen" oder als untere Bogen von Schädelwirbeln zu betrachten, welche den Rippen der Wirbelsäule im Allgemeinen entsprechen. Auch die Verbindungsweise der rechten und linken Bogenhälften auf der Bauchseite ist hier wie dort dieselbe. Der Brustkorb wird vorn dadurch geschlossen, dass sich zwischen die vorderen Rippen das Brustbein (*Sternum*) einschiebt: ein unpaarer Knochen, welcher ursprünglich aus zwei paarigen Seitenhälften entsteht. Ebenso wird der Kiemenkorb vorn dadurch geschlossen, dass zwischen rechte und linke Hälften der Kiemenbogen sich ein unpaares Verbindungsstück einschaltet: der Zungenbeinkörper (*Copula lingualis*).

Wenden wir uns nun von dieser anatomischen Uebersicht über die Zusammensetzung der Wirbelsäule zu der Frage nach ihrer Entwickelung, so kann ich Sie bezüglich der ersten und wichtigsten Entwickelungs-Verhältnisse auf die Darstellung zurückverweisen, die ich Ihnen schon früher von der Keimesgeschichte der Wirbelsäule gegeben habe (im XIV. Vortrage, S. 329—341). Sie erinnern sich hier zunächst der wichtigen Thatsache, dass beim Embryo des Menschen wie aller anderen Wirbelthiere an Stelle der gegliederten Wirbelsäule anfangs nur ein ganz einfacher, ungegliederter Knorpelstab zu finden ist. Dieser feste, aber biegsame und elastische Knorpelstab ist der Ihnen wohlbekannte Axenstab (Wirbelstrang oder Rückenstrang, *Chorda dorsalis*). Bei dem niedersten Wirbelthiere, beim Amphioxus, bleibt derselbe zeitlebens in dieser einfachsten Gestalt bestehen und vertritt permanent das ganze innere Skelet (Fig. 201 *i*; Taf. XI, Fig. 15). Aber auch bei den Tunicaten, bei den wirbellosen nächsten Blutsverwandten der Wirbelthiere, treffen wir dieselbe Chorda bereits an; vorübergehend in dem vergänglichen Larvenschwanze der Ascidien (Taf. X, Fig. 5 *ch*); bleibend bei den Copelaten (Fig. 230, S. 440). Unzweifelhaft haben sowohl diese Tunicaten, wie jene Acranier die Chorda bereits von einer gemeinsamen ungegliederten Stammform geerbt; und diese

uralten, längst ausgestorbenen Ahnen aller Chordathiere sind unsere hypothetischen Urchordathiere oder Prochordonier.

Lange bevor beim Embryo des Menschen und aller höheren Wirbelthiere eine Spur vom Schädel, von den Extremitäten u. s. w. sichtbar wird, in jener frühen Zeit, in welcher der ganze Körper nur durch den sohlenförmigen Keimschild dargestellt wird, erscheint in der Mittellinie des letzteren, unmittelbar unter der ectoblastischen Markfurche, die einfache endoblastische Chorda dorsalis. (Vergl. Fig. 80—83, 124—132; ferner Taf. IV, V *ch.*) Als cylindrischer Axenstab von elastischer und doch fester Beschaffenheit verläuft die Chorda in der Längsaxe des Körpers, vorn und hinten gleichmässig zugespitzt. Ueberall entsteht die Chorda aus der Rückenwand des Urdarms; die Zellen, welche sie zusammensetzen (Fig. 347 *b*), gehören mithin dem Endoblast an (Fig. 215—226). Schon frühzeitig umgiebt sich die Chorda mit einer homogenen Cuticula, einer glashellen, structurlosen Scheide, welche von den Zellen derselben abgeschieden wird (Fig. 347 *a*). Dieses *Chordolemma* wird oft als „innere Chorda-Scheide" bezeichnet und ist nicht mit der echten, äusseren Chordascheide, der mesoblastischen *Perichorda*, zu verwechseln.

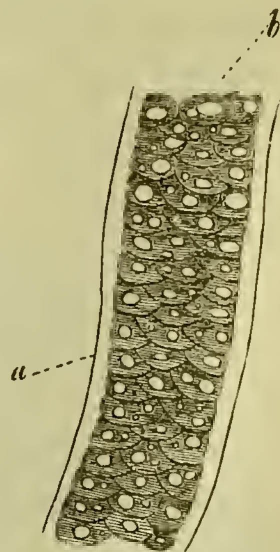


Fig. 347. Ein Stück Axenstab (*Chorda dorsalis*) von einem Schaf-Embryo. *a* Cuticular-Scheide. *b* Zellen. Nach KÖLLIKER.

An die Stelle dieses ganz einfachen, ungegliederten, primären Axen-Skeletes tritt nun aber bald das gegliederte, secundäre Axen-Skelet, das wir als „Wirbelsäule" bezeichnen. Beiderseits der Chorda differenziren sich aus dem innersten, medialen Theile des Visceralblattes der Coelomtaschen die Urwirbelstränge oder „Urwirbelplatten" (Fig. 125—131). Indem sie von beiden Seiten um die Chorda herumwachsen und sie einschliessen, bilden sie die Skeletplatte oder Skeletogen-Schicht, d. h. die „skeletbildende Zellenschicht", welche die gewebliche Grundlage für die bleibende Wirbelsäule und den Schädel liefert (*Scleroblast*). In der Kopfhälfte des Keimes bleibt die Skeletplatte eine zusammenhängende, einfache, ungetheilte Gewebsschicht und erweitert sich bald zu einer dünnwandigen, das Gehirn umschliessenden Blase, dem primordialen Schädel. In der Rumpfhälfte hingegen zerfällt die Urwirbelplatte in eine Anzahl von gleichartigen, würfelförmigen, hinter einander gelegenen Stücken; das sind die

einzelnen Urwirbel. Die Zahl derselben ist anfangs sehr gering, nimmt aber rasch zu, indem der Keim nach hinten sich verlängert (Fig. 305—307, S. 644). Die ersten und ältesten Urwirbel sind die vordersten Halswirbel; darauf entstehen die hinteren Halswirbel, dann die vorderen Brustwirbel u. s. w. Zuletzt entstehen die hintersten Schwanzwirbel. Dieses successive ontogenetische Wachsthum der Wirbelsäule in der Richtung von vorn nach hinten erklärt sich phylogenetisch dadurch, dass wir das vielgliederige Wirbelthier als ein secundäres Product anzusehen haben, entstanden durch zunehmende Metameren-Bildung oder Vertebration aus einer ursprünglich ungegliederten Stammform.

Wie wir schon früher mehrmals betont haben, besitzt diese Vertebration oder „innere Metameren-Bildung" eine sehr grosse Bedeutung für die höhere morphologische und physiologische Entwickelung der Wirbelthiere (vergl. S. 329, 351, 503). Denn diese innere Gliederung, gänzlich verschieden von der äusseren Articulation der Gliederthiere, beschränkt sich keineswegs auf die Wirbelsäule, sondern trifft in gleichem Maasse das Muskelsystem, Nervensystem, Gefässsystem u. s. w. Sie betrifft zuerst das Muskelsystem und erscheint erst später am Skelet-System. In der That ist ja jeder sogenannte „Urwirbel" viel mehr als bloss die Anlage eines späteren Wirbels. Bloss der innerste, unmittelbar der Chorda und dem Markrohr anliegende Theil desselben wird als *Sclerotom* zur eigentlichen „Wirbelbildung" verwendet, während seine Hauptmasse die Muskelplatte bildet (*Myotom*). Wie die eigentlichen Wirbel aus der Skeletplatte der Urwirbel entstehen, haben wir früher schon gesehen. Die ursprünglich getrennten, rechts und links von der Chorda gelegenen Seitenhälften jedes Urwirbels treten mit einander in Verbindung. Die unterhalb des Markrohrs zusammenkommenden Bauchkanten beider Hälften umwachsen die Chorda und bilden so die Grundlage der Wirbelkörper. Die oberhalb des Markrohrs sich vereinigenden Rückenkanten beider Hälften bilden die Anlage des oberen Wirbelbogens. (Vergl. Fig. 138—141, S. 313; sowie Taf. IV, Fig. 3—8.)

Bei allen Schädelthieren verwandeln sich die weichen, indifferenten Zellen des Mesoderms, welche die Skeletplatte ursprünglich zusammensetzen, später grösstentheils in Knorpelzellen, welche eine feste und elastische Zwischenmasse („Intercellular-Substanz") zwischen sich ausscheiden und Knorpelgewebe erzeugen. Gleich den meisten anderen Skelettheilen gehen so auch die häutigen Wirbelanlagen bald in einen knorpeligen Zustand über, und bei den

höheren Wirbelthieren tritt später an die Stelle des Knorpelgewebes das starre Knochengewebe mit seinen eigenthümlichen sternförmigen Knochenzellen (Fig. 6, S. 108). Das primäre, ursprüngliche Axenskelet bleibt als einfache Chorda zeitlebens bestehen bei den Acraniern, den Cyclostomen und den niedersten Fischen. Bei den meisten übrigen Vertebraten wird die Chorda durch das ringsum wuchernde Knorpelgewebe der secundären Perichorda mehr oder weniger verdrängt. Bei den niederen Schädelthieren (namentlich Fischen) bleibt ein mehr oder weniger ansehnlicher Theil der Chorda

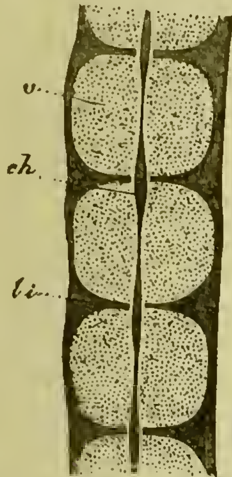


Fig. 348.

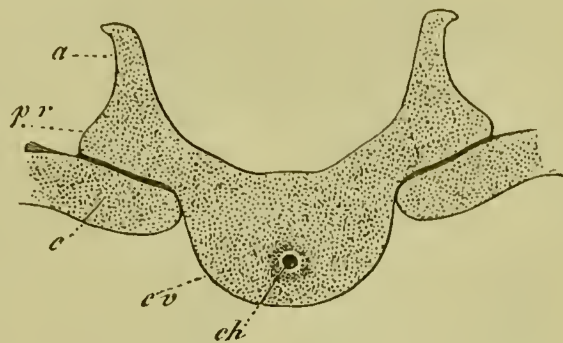


Fig. 349.

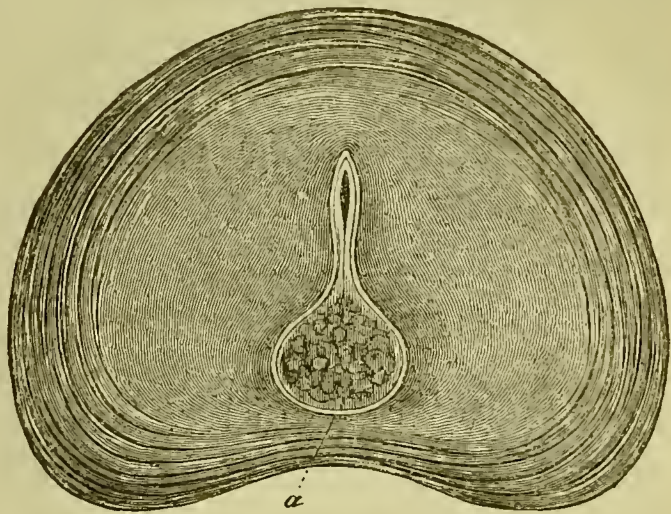


Fig. 350.

Fig. 348. **Drei Brustwirbel** eines menschlichen Embryo von acht Wochen, im lateralen Längsschnitt. *v* Knorpeliger Wirbelkörper. *li* Zwischenwirbelscheiben. *ch* Chorda. Nach Kölliker.

Fig. 349. **Ein Brustwirbel** desselben Embryo, im lateralen Querschnitt. *cv* Knorpeliger Wirbelkörper. *ch* Chorda. *pr* Querfortsatz. *a* Wirbelbogen (oberer Bogen). *c* Oberes Ende der Rippe (unterer Bogen). Nach Kölliker.

Fig. 350. **Zwischenwirbelscheibe** eines neugeborenen Kindes im Querschnitt. *a* Rest der Chorda. Nach Kölliker.

in den Wirbelkörpern erhalten. Bei den Säugethieren hingegen verschwindet sie zum grössten Theile. Schon am Ende des zweiten Monats erscheint die Chorda beim menschlichen Embryo nur als ein dünner Faden, welcher durch die Axe der dicken, knorpeligen Wirbelsäule hindurchzieht (Fig. 348 *ch*). In den knorpeligen Wirbelkörpern selbst, die später verknöchern, verschwindet der dünne Chorda-Rest bald gänzlich (Fig. 349 *ch*). In den elastischen „Zwischenwirbelscheiben“ hingegen, welche sich zwischen je zwei Wirbelkörpern aus der Skeletplatte entwickeln (Fig. 348 *li*) bleibt

ein Rest der Chorda zeitlebens bestehen. Beim neugeborenen Kinde ist in jeder Zwischenwirbelscheibe eine grosse birnförmige Höhle sichtbar, die mit einer gallertartigen Zellenmasse erfüllt ist (Fig. 350 *a*). Wenn auch weniger scharf abgegrenzt, bleibt dieser „Gallertkern" der elastischen Knorpelscheiben doch bei allen Säugethieren zeitlebens bestehen, während bei den Vögeln und den meisten Reptilien auch der letzte Rest der Chorda verschwindet. Bei der späteren Verknöcherung der knorpeligen Wirbel entsteht die erste Ablagerung von Knochensubstanz (der „erste Knochenkern") im Wirbelkörper unmittelbar um den Chorda-Rest herum und verdrängt letzteren bald ganz. Sodann entsteht ein besonderer „Knochenkern" in jeder Hälfte des knorpeligen Wirbelbogens. Erst nach der Geburt schreitet die Verknöcherung so weit fort, dass sich die drei Knochenkerne nähern. Im ersten Jahre verschmelzen die beiden knöchernen Bogenhälften, aber erst viel später, im zweiten bis achten Jahre verbinden sie sich mit dem knöchernen Wirbelkörper.

In ganz ähnlicher Weise wie die knöcherne Wirbelsäule des Rumpfes entwickelt sich auch der knöcherne Schädel (*Cranium*), der Kopftheil des secundären Axenskelets. Wie der Wirbelcanal der ersteren das Rückenmark schützend umgiebt, so bildet der Schädel eine knöcherne Umhüllung für das Gehirn; und da das Gehirn nur das eigenthümlich differenzirte Kopfstück, das Rückenmark hingegen das längere Rumpfstück des ursprünglich gleichartigen Medullarrohrs darstellt, so werden wir von vornherein schon erwarten dürfen, dass auch die knöcherne Umhüllung des ersteren als besondere Modification von derjenigen des letzteren sich ergeben wird. Wenn man freilich den ausgebildeten menschlichen Schädel allein für sich betrachtet (Fig. 351), so wird man nicht begreifen, wie derselbe nur das umgebildete Vordertheil der Wirbelsäule sein kann. Denn da finden wir ein verwickeltes, umfangreiches Knochengebäude, das aus nicht weniger als zwanzig Knochen von ganz verschiedener Gestalt und Grösse zusammengesetzt ist. Sieben von diesen Schädelknochen bilden die geräumige Kapsel, welche das Gehirn umschliesst, und an welcher wir unten den festen, ventralen Schädelgrund (*Basis cranii*), oben das stark gewölbte dorsale Schädeldach (*Fornix cranii*) unterscheiden. Die dreizehn übrigen Knochen bilden den „Gesichtsschädel", welcher vorzugsweise die knöchernen Umhüllungen für die höheren Sinnesorgane herstellt und zugleich als Kiefergerüste den Eingang in den Darmcanal umschliesst. Am Schädelgrunde ist der Unterkiefer eingelenkt (gewöhnlich als XXI. Schädelknochen betrachtet).

Hinter dem Unterkiefer finden wir in der Zungenwurzel versteckt das Zungenbein, gleich ihm aus den Kiemenbogen entstanden, mithin ein Theil der unteren Bogen, die als „Kopfrippen" aus der Bauchseite der Schädelbasis ursprünglich sich entwickelt haben.

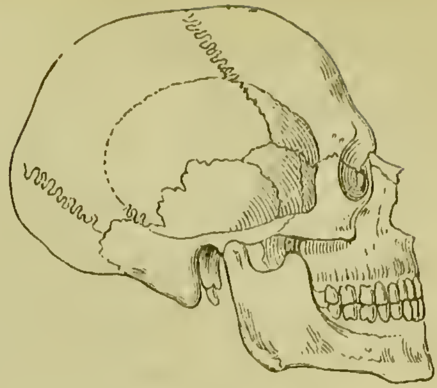


Fig. 351. **Der Schädel des Menschen**, von der rechten Seite.

Obgleich nun so der ausgebildete Schädel der höheren Wirbelthiere durch seine ganz eigenthümliche Gestalt, seine viel bedeutendere Grösse und seine weit verwickeltere Zusammensetzung nichts mit gewöhnlichen Wirbeln gemein zu haben scheint, so kam doch schon die ältere vergleichende Anatomie am Ende des vorigen Jahrhunderts auf den richtigen Gedanken, dass der Schädel ursprünglich weiter nichts als eine Reihe von umgebildeten Wirbeln darstelle. Als GOETHE im Jahre 1790 „aus dem Sande des dünenhaften Judenkirchhofs von Venedig einen zerschlagenen Schöpsenkopf aufhob, gewahrte er augenblicklich, dass die Gesichtsknochen gleichfalls aus Wirbeln abzuleiten seien (gleich den drei hintersten Schädelwirbeln)". Und als OKEN (ohne von GOETHE's Fund zu wissen) im Jahre 1806 am Ilsenstein, auf dem Wege zum Brocken, „den schönsten gebleichten Schädel einer Hirschkuh fand, da fuhr es ihm wie ein Blitz durch Mark und Bein: es ist eine Wirbelsäule"[179]).

Diese berühmte „Wirbeltheorie des Schädels" hat seit einem Jahrhundert die hervorragendsten Zoologen interessirt; die bedeutendsten Vertreter der vergleichenden Anatomie haben an der Lösung dieses philosophischen „Schädel-Problems" ihren Scharfsinn geübt; auch weitere Kreise haben Antheil daran genommen. Aber erst im Jahre 1872 ist die glückliche Lösung desselben nach siebenjähriger Arbeit demjenigen vergleichenden Anatomen gelungen, der sowohl durch seinen Reichthum an gediegenen empirischen Kenntnissen, wie durch die Kritik und Tiefe seiner philosophischen Speculation alle andern Vertreter dieser Wissenschaft überflügelt. CARL GEGENBAUR hat in seinen classischen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere" (im dritten Hefte) das Kopfskelet der Selachier als diejenige Urkunde nachgewiesen, die allein im Stande ist, die Wirbeltheorie des Schädels endgültig zu begründen. Die frühere vergleichende Anatomie war irrthümlich von dem entwickelten Säugethierschädel ausgegangen und hatte die einzelnen Knochen, welche denselben zusammensetzen, mit den einzelnen Bestandtheilen der Wirbel verglichen; sie

glaubte auf diesem Wege den Beweis führen zu können, dass der ausgebildete Schädel des Säugethieres aus drei bis sechs ursprünglichen Wirbeln zusammengesetzt sei. Der hinterste dieser „Schädelwirbel“ sollte das Hinterhauptsbein sein (der „Occipital-Wirbel“). Ein zweiter („Parietal-Wirbel“) sollte durch das hintere Keilbein mit den Scheitelbeinen gebildet werden; ein dritter („Frontal-Wirbel“) durch das vordere Keilbein und das Stirnbein. Sogar in den Knochen des Gesichtsschädels glaubte man noch die Elemente von vorderen Schädelwirbeln zu finden. Hiergegen machte zuerst der scharfsinnige englische Anatom HUXLEY mit Recht geltend, dass dieser knöcherne Schädel ursprünglich beim Embryo sich aus einer einfachen knorpeligen Blase entwickele, und dass an diesem einfachen knorpeligen „Urschädel“ keine Spur einer Zusammensetzung aus wirbelartigen Theilen nachzuweisen sei. Dasselbe gilt zeitlebens von dem Schädel der niedersten und ältesten Schädelthiere, der Cyclostomen und Selachier. Hier bleibt der Schädel dauernd in Gestalt einer ganz einfachen Knorpelkapsel, als ungegliederter „Urschädel oder Primordial-Cranium“ bestehen. Wäre aber jene ältere Schädeltheorie, wie sie nach GOETHE und OKEN von den meisten vergleichenden Anatomen festgehalten wurde, richtig, so müsste gerade bei diesen niedersten Schädelthieren und ebenso beim Embryo der höheren Cranioten die Zusammensetzung des „Urschädels“ aus einer Reihe von getrennten „Schädelwirbeln“ am deutlichsten hervortreten.

Schon durch diese einfache und naheliegende, aber doch erst von HUXLEY gehörig betonte Erwägung wird eigentlich die berühmte „Wirbeltheorie des Schädels“ im Sinne der älteren vergleichenden Anatomie widerlegt. Aber trotzdem bleibt ihr richtiger Grundgedanke bestehen, die Annahme, dass der Schädel ebenso aus dem Kopfstück des perichordalen Axenskelets, wie das Gehirn aus dem Kopftheil des einfachen Medullar-Rohres durch Differenzirung und eigenthümliche Umbildung entstanden sei. Nun galt es aber, den richtigen Weg zu entdecken, auf welchem diese philosophische Annahme empirisch zu begründen sei; und die Entdeckung dieses Weges ist das Verdienst von GEGENBAUR [180]. Er betrat zuerst den phylogenetischen Weg, der hier, wie in allen morphologischen Fragen, am sichersten zum Ziele führt. Er zeigte, dass die Urfische oder Selachier (Fig. 252—255, S. 538), als Stammformen aller Kiefermäuler, in ihrer Schädelbildung noch heute diejenige Form des Urschädels bleibend conserviren, aus welcher der umgebildete Schädel der höheren Wirbel-

thiere, und also auch des Menschen, phylogenetisch entstanden ist. Er zeigte ferner, dass die Kiemenbogen der Selachier eine ursprüngliche Zusammensetzung ihres Urschädels aus einer grösseren Anzahl — mindestens 9—10 — Urwirbel beweisen, und dass die Gehirn-Nerven, welche von der Gehirn-Basis abtreten, diesen Beweis durchaus bestätigen. Diese Gehirn-Nerven sind — mit Ausnahme des ersten und zweiten Paares, des Geruchsnerven und Sehnerven — lediglich umgebildete Rückenmarks-Nerven und verhalten sich in ihrer peripherischen Ausbreitung den letzteren wesentlich gleich. Die vergleichende Anatomie dieser Gehirn-Nerven, ihres Ursprungs und ihrer Ausbreitung, gehört zu den wichtigsten Argumenten der neuen Wirbeltheorie des Schädels.

Es würde uns hier viel zu weit abführen, wollten wir in die Einzelheiten dieser geistreichen Schädeltheorie von Gegenbaur eingehen, und ich muss mich begnügen, Sie auf das angeführte ausgezeichnete Werk zu verweisen, in welchem Sie die vollendete empirisch-philosophische Begründung derselben finden. Einen kurzen Auszug enthält desselben Morphologen „Grundriss der vergleichenden Anatomie". Gegenbaur führt hier als ursprüngliche „Schädel-Rippen" oder „untere Bogen der Schädelwirbel" jederseits am Selachier-Kopfe (Fig. 352) folgende Bogen-Paare auf: I. und II. zwei Lippenknorpel, von denen der vordere (*a*) nur aus

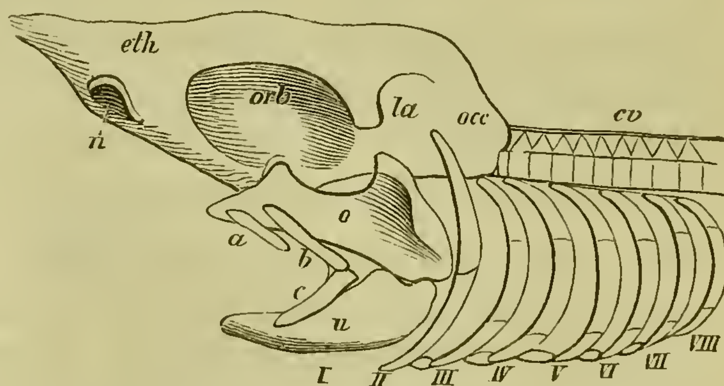


Fig. 352. **Kopfskelet eines Urfisches.** *n* Nasengrube, *eth* Siebbeingegend. *orb* Augenhöhle. *la* Ohrlabyrinthwand. *occ* Hinterhauptgegend des Urschädels. *cv* Wirbelsäule. *a* Vorderer, *bc* hinterer Lippenknorpel. *o* Uroberkiefer (*Palato-quadratum*). *u* Urunterkiefer. II. Zungenbogen. III—VIII. Erster bis sechster Kiemenbogen. Nach Gegenbaur.

einem oberen, der hintere (*bc*) aus einem oberen und unteren Stück zusammengesetzt ist; III. den Kieferbogen, ebenfalls aus zwei Stücken jederseits bestehend: aus dem Uroberkiefer (*Os palato-quadratum*, *o*) und dem Urunterkiefer (*u*); IV. den Zungenbogen (II); endlich V—X. sechs eigentliche Kiemenbogen im engeren Sinne (III—VIII). Aus dem anatomischen Verhalten dieser 9—10 Schädelrippen oder „unteren Wirbelbogen" und der auf ihnen sich ausbreitenden Gehirn-Nerven ergiebt sich, dass der scheinbar einfache, knorpelige „Urschädel" der Selachier ursprünglich aus ebenso vielen (mindestens neun!) Somiten oder

Urwirbeln entstanden ist. Die Verwachsung und Verschmelzung dieser Ursegmente zu einer einzigen Kapsel ist aber so uralt, dass ihre ursprüngliche Trennung gegenwärtig nach dem „Gesetze der abgekürzten Vererbung“ verwischt erscheint; in der Ontogenese ist sie theils nur schwierig, in verdeckten Spuren, theils gar nicht mehr nachzuweisen. Neuerdings glaubt man auch im vorderen (praechordalen) Theile des Selachier-Schädels noch mehrere (3—6) Urwirbel-Anlagen nachgewiesen zu haben, so dass die Zahl der Schädel-Somiten auf 12—16 oder selbst noch mehr steigen würde

Beim Urschädel des Menschen (Fig. 353) und aller höheren Wirbelthiere, der phylogenetisch aus dem Urschädel der Selachier entstanden ist, finden sich zwar in einer gewissen

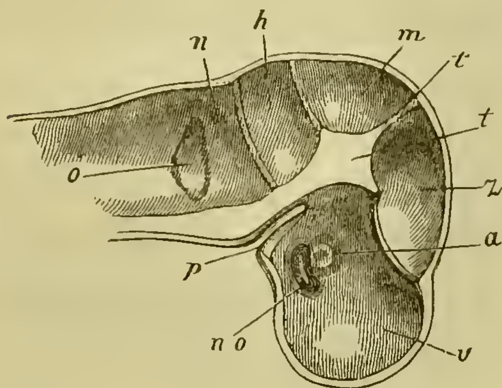


Fig. 353. **Urschädel des menschlichen Embryo** von vier Wochen, senkrecht durchschnitten und die linke Hälfte von innen her betrachtet. *v*, *z*, *m*, *h*, *n* die fünf Gruben der Schädelhöhle, in denen die fünf Hirnblasen liegen (Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn). *o* Birnförmiges primäres Gehörbläschen (durchschimmernd). *no* Sehnerv. *p* Canal der Hypophysis. *t* Mittlerer Schädelbalken. Nach Kölliker.

frühen Periode der Entwickelung fünf hinter einander liegende Abschnitte vor, die man versucht sein könnte, auf fünf ursprüngliche Urwirbel zu beziehen; allein diese Abschnitte sind lediglich durch Anpassung an die fünf primitiven Hirnblasen entstanden, und entsprechen vielmehr gleich diesen einer grösseren Zahl von Metameren. Dass in dem Urschädel der Säugethiere bereits ein sehr modificirtes und stark umgebildetes Organ und keineswegs eine primitive Bildung vorliegt, beweist auch der Umstand, dass die ursprünglich weichhäutige Anlage desselben hier nur an der Basis und den Seitentheilen zum grössten Theile in den knorpeligen Zustand übergeht, an dem Schädeldach hingegen häutig oder membranös bleibt. Hier entwickeln sich die Knochen des späteren knöchernen Schädels als äussere Deckknochen auf der weichhäutigen Grundlage, ohne dass, wie an der Schädel-Basis, ein knorpeliges Zwischenstadium vorausgeht. So ist überhaupt ein grosser Theil der Schädelknochen als Deckknochen aus der äusseren Lederhaut ursprünglich entstanden und erst secundär in die nähere Beziehung zum Schädel getreten. Wie jene einfachste primordiale Anlage des Urschädels beim Menschen aus den „Kopfplatten“ ontogenetisch sich bildet und dabei das vorderste Ende der Chorda

in die Schädelbasis eingeschlossen wird, haben wir bereits früher nachgewiesen. (Vergl. Fig. 147, S. 378, sowie Taf. XVII.)

Auch von der Entwickelungsgeschichte der Kiemenbogen, die wir also jetzt als wahre Kopfrippen zu betrachten haben, ist Ihnen das Wichtigste bereits bekannt (Fig. 321—325, S. 666; Taf. VI—IX). Von den vier ursprünglich angelegten Kiemenbogen der Säugethiere liegt der erste zwischen der primitiven Mundöffnung und der ersten Kiemenspalte. Aus der Basis dieses ersten Kiemenbogens wächst der „Oberkieferfortsatz“ hervor, der in der früher bereits beschriebenen Weise sich mit dem inneren und äusseren Nasenfortsatze jederseits vereinigt und die wichtigsten Theile des Oberkiefer-Gerüstes bildet (Gaumenbeine, Flügelbeine u. s. w.) (Vergl. S. 667; Taf. I, XX). Der übrige Theil des ersten Kiemenbogens, den man nun im Gegensatze dazu als „Unterkieferfortsatz“ bezeichnet, bildet aus seiner Basis zwei Gehörknöchelchen (Hammer und Ambos) und verwandelt sich im übrigen Theile in einen langen Knorpelstreifen, den nach seinem Entdecker benannten „Meckel'schen Knorpel“. An der Aussenfläche dieses letzteren entsteht als „Deckknochen oder Belegknochen“ (aus dem Zellenmaterial der Lederplatte) der bleibende knöcherne Unterkiefer. Aus dem Anfangstheile oder der Basis des zweiten Kiemenbogens entsteht bei den Säugethieren das dritte Gehörknöchelchen, der Steigbügel; und aus den folgenden Theilen der Reihe nach: der Steigbügel-Muskel, der Griffelfortsatz des Schläfenbeins, das Griffel-Zungenbeinband und das kleine Horn des Zungenbeins. Der dritte Kiemenbogen endlich wird nur im vordersten Teile knorpelig, und hier entsteht durch Vereinigung seiner beiden Hälften der Körper des Zungenbeins (die *Copula hyoidea*) und das grosse Horn desselben auf jeder Seite. Der vierte Kiemenbogen erscheint beim Embryo der Säugethiere nur vorübergehend als rudimentäres Embryonal-Organ, ohne sich zu besonderen Theilen zu entwickeln; und von den hinteren Kiemenbogen (fünftes und sechstes Paar), die bei Selachiern bleibend bestehen, ist beim Embryo der höheren Wirbelthiere überhaupt keine Spur mehr zu finden. Diese sind längst verloren gegangen. Auch die vier Kiemenspalten des menschlichen Embryo sind bloss als vorübergehende rudimentäre Organe von Interesse, die durch Verwachsung bald ganz verschwinden. Nur die erste Kiemenspalte (zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen) hat bleibende Bedeutung, indem sich aus ihr die Trommelhöhle nebst der Eustachischen Ohrtrompete entwickelt. (Vergl. Fig. 334, S. 680, und Fig. 338, S. 682—686.)

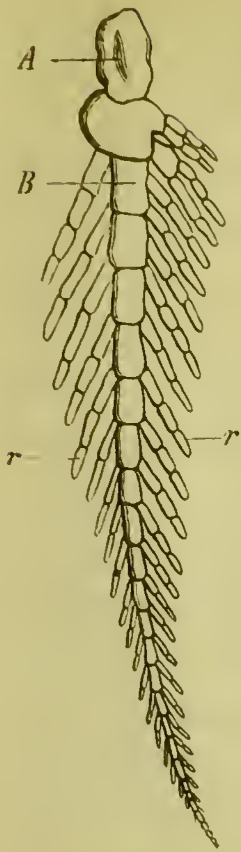
Wie uns Carl Gegenbaur durch seine mustergültigen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere“ zuerst das wahre Verständniss des Schädels und seines Verhältnisses zur Wirbelsäule eröffnet hat, so hat er auch die nicht minder schwierige und interessante Aufgabe gelöst, das Skelet der Gliedmaassen bei allen Wirbelthieren von einer und derselben Urform phylogenetisch abzuleiten. Wenige Theile des Körpers sind bei den verschiedenen Wirbelthieren durch mannichfaltige Anpassung in Bezug auf Grösse, Form und bestimmte „zweckmässige Einrichtung“ so unendlich vielfachen Umbildungen unterworfen, wie die Gliedmaassen oder Extremitäten; und doch sind wir jetzt im Stande, sie alle auf eine und dieselbe erbliche Grundform zurückzuführen. Im Allgemeinen können wir bezüglich der Gliedmaassen-Bildung unter den Wirbelthieren drei grosse Hauptgruppen unterscheiden (S. 550). Die niedersten und ältesten Wirbelthiere, die Schädellosen und Kieferlosen, besassen gleich ihren wirbellosen Vorfahren überhaupt noch gar keine paarigen Gliedmaassen, wie uns noch heute Amphioxus und die Cyclostomen bezeugen (*Adactylia*, Fig. 201, 251). Eine zweite Hauptgruppe bilden die beiden Klassen der echten Fische und der Dipneusten; hier sind ursprünglich überall zwei Paar seitliche Gliedmaassen vorhanden, und zwar in Gestalt von vielzehigen Ruderflossen, ein Paar Brustflossen oder Vorderbeine und ein Paar Bauchflossen oder Hinterbeine (*Polydactylia*, Fig. 252—261). Die dritte Hauptgruppe endlich wird durch die vier höheren Wirbelthierklassen: Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere gebildet; hier sind ursprünglich dieselben zwei Beinpaare vorhanden, aber in Gestalt von fünfzehigen Füssen. Oft sind weniger als fünf Zehen ausgebildet; bisweilen sind auch die Füsse ganz rückgebildet. Aber die ursprüngliche Stammform der ganzen Gruppe besass vorn und hinten fünf Zehen oder Finger (*Pentadactylia*, Fig. 262—292).

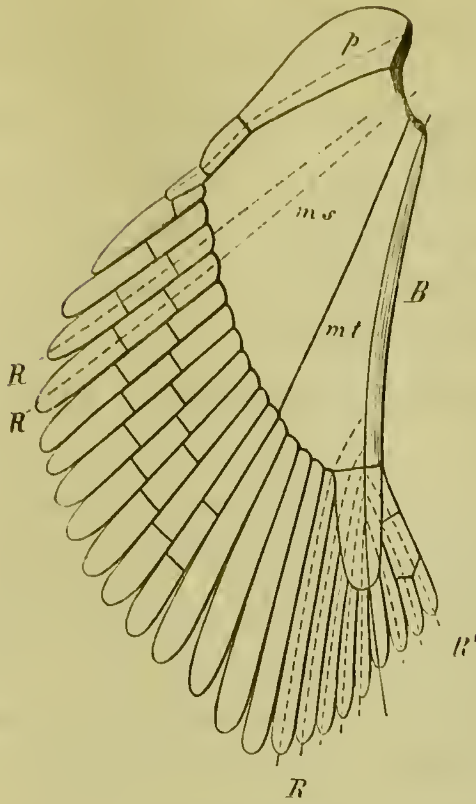
Für die Phylogenie der Gliedmaassen ergiebt sich also aus ihrer vergleichenden Anatomie, dass dieselben zuerst bei den Fischen und zwar bei den ältesten Urfischen entstanden sind.

Fig. 354. **Brustflossen-Skelet von Ceratodus** (Archipterygium oder zweizeiliges gefiedertes Skelet). *A*, *B* Knorpelreihe des Flossenstammes. *rr* Radien oder Flossenstrahlen. Nach Günther.

Fig. 355. **Brustflossen-Skelet eines älteren Urfisches** (Acanthias). Die Radien des medialen Flossenrandes (*B*) sind grösstentheils verschwunden; nur wenige (*R'*) sind übrig. *R*, *R* Radien des lateralen Flossenrandes. *mt* Metapterygium. *ms* Mesopterygium. *p* Propterygium. Nach Gegenbaur.

Fig. 356. **Brustflossen-Skelet eines jüngeren Urfisches** oder Selachiers. Die Radien des medialen Flossenrandes sind ganz verschwunden. Der dunkel schraffirte





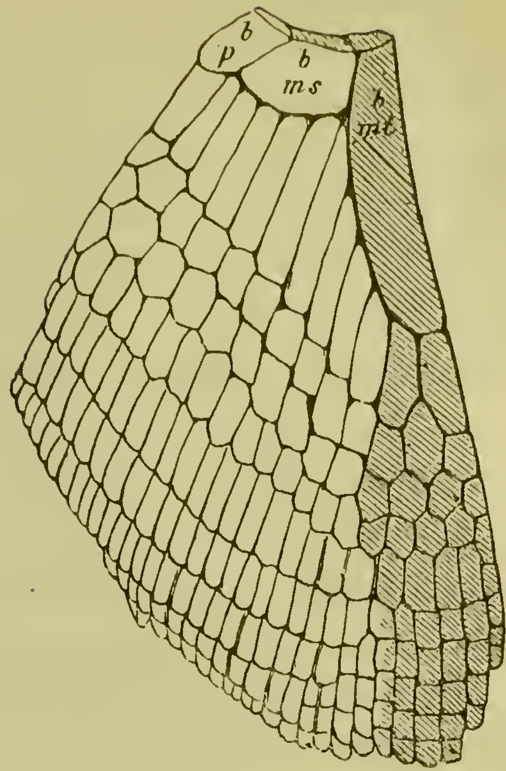
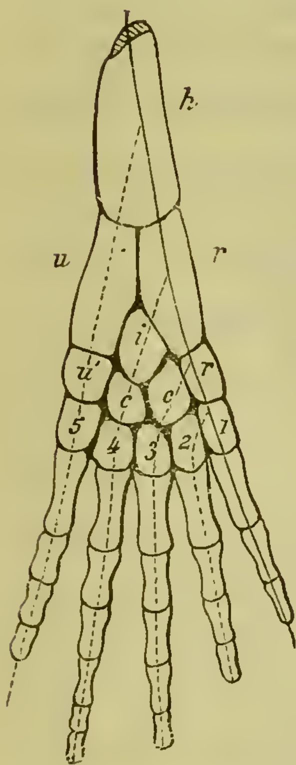
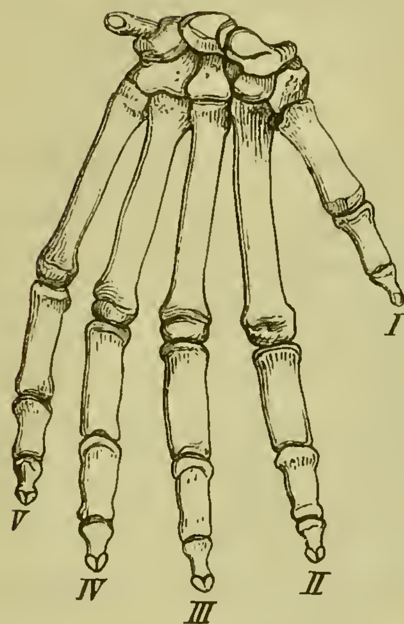


Fig. 354. Fig. 355. Fig. 356.





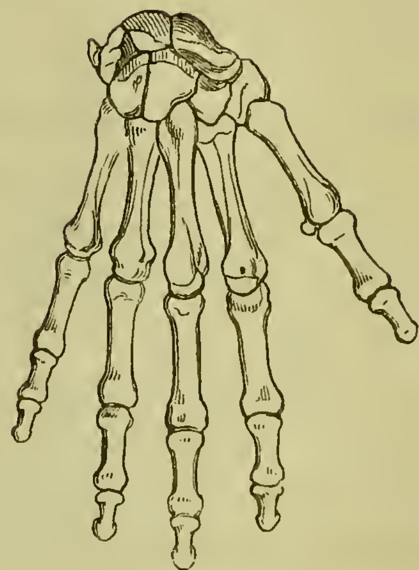


Fig. 357. Fig. 358. Fig. 359.

Theil rechts ist derjenige Abschnitt, der in die fünffingerige Hand der höheren Wirbelthiere sich fortsetzt. (*b* Die drei Basalstücke der Flosse: *mt* Metapterygium, Grundlage des Humerus. *ms* Mesopterygium. *p* Propterygium. Nach Gegenbaur.

Fig. 357. **Vorderbein-Skelet eines Amphibiums** *h* Oberarm (Humerus). *ru* Unterarm (*r* Radius, *u* Ulna). *rciu* Handwurzelknochen der ersten Reihe (*r* radiale, *i* intermedium, *c* centrale, *u* ulnare). 1, 2, 3, 4, 5 Handwurzelknochen der zweiten Reihe. Nach Gegenbaur. Vergl. hierzu im Anhang die Note 185.

Fig. 358. **Hand-Skelet des Gorilla**. Nach Huxley.

Fig. 359. **Hand-Skelet des Menschen**, Rückenseite. Nach Meyer.

Von diesen Selachiern haben sie sich auf alle höheren Wirbelthiere vererbt, zunächst als vielzehige Schwimmflossen, später als fünfzehige Füsse. Die vordere Extremität, die Brustflosse oder das Vorderbein, ist ursprünglich ganz ebenso gebildet, wie die hintere Gliedmaasse, die Bauchflosse oder das Hinterbein. An der letzteren sowohl wie an der ersteren können wir von der eigentlichen, äusserlich frei vortretenden Gliedmaasse den innerlich verborgenen Gürtel unterscheiden, durch welchen dieselbe an der Wirbelsäule befestigt ist: vorn Schultergürtel, hinten Beckengürtel.

Die wahre Urform der paarigen Gliedmaassen, wie sie die ältesten Urfische während der silurischen Periode besassen, zeigt uns noch heute in vollständiger Erhaltung der alte Lurchfisch Australiens, der merkwürdige Ceratodus (Fig. 261, S. 549). Sowohl die Brustflosse, wie die Bauchflosse ist hier eine platte, ovale Ruderschaufel, in welcher wir ein gefiedertes oder zweizeiliges (biseriales) Knorpel-Skelet finden (Fig. 354). Dieses besteht erstens aus einem starken gegliederten Flossenstabe oder „Stamme“ (*A B*), der die Flosse von der Basis bis zur Spitze durchzieht, und zweitens aus einer Doppelreihe von dünnen gegliederten Flossenstrahlen (oder Radien, *r*, *r*), welche sich an beide Seiten des Flossenstabes ansetzen, gleich den Fiedern eines gefiederten Blattes. Durch einen einfachen Gürtel in Gestalt eines Knorpelbogens ist diese Urflosse, welche Gegenbaur zuerst erkannt und Archipterygium genannt hat, an der Wirbelsäule befestigt. Wahrscheinlich ist dieselbe aus einem Kiemenbogen entstanden. [181])

Dieselbe zweizeilige Urflosse, bald mehr bald weniger vollständig erhalten, finden wir auch bei den versteinerten Resten der ältesten Selachier (Fig. 252), Ganoiden (Fig. 257) und Dipneusten (Fig. 260). Auch bei einigen Haifischen und Rochen der Gegenwart kommt sie noch in mehr oder weniger veränderter Form vor. Bei der Mehrzahl der Urfische aber wird dieselbe bereits dadurch wesentlich rückgebildet, dass die Flossenstrahlen an der einen Seite des Flossenstabes theilweise oder ganz verloren gehen und nur an der anderen Seite desselben erhalten bleiben (Fig. 355). So entsteht die halbgefiederte oder einzeilige (uniseriale) Fischflosse, die sich von den Urfischen auf die übrigen Fische vererbt hat (Fig. 356).

Wie aus dieser halbgefiederten Fischflosse das fünfzehige Bein der Amphibien (Fig. 357) entstanden ist, welches sich auf die drei Amnioten-Klassen vererbte, hat uns erst Gegenbaur gelehrt. Es sind nämlich bei denjenigen Dipneusten, welche die Stammeltern der Amphibien wurden, auch die Flossenstrahlen an der anderen

Seite des Flossenstabes allmählich rückgebildet worden und grösstentheils verloren gegangen (die in Fig. 356 hell gehaltenen Knorpel). Nur die vier untersten Flossenstrahlen (dunkel schraffirt) blieben erhalten; und das sind die vier inneren Zehen des Fusses (erste bis vierte Zehe). Die kleine oder fünfte Zehe hingegen entstand aus dem unteren Ende des Flossenstabes. Aus dem mittleren und oberen Theile des Flossenstabes entwickelte sich der lange Gliedmaassen-Stiel, der als Unterschenkel (Fig. 357 *r* und *u*) und als Oberschenkel (*h*) bei den höheren Wirbelthieren so bedeutend hervortritt. (Vergl. zu Fig. 357 die Note 185 im Anhang.)

So entstand durch allmähliche Rückbildung nnd Differenzirung aus der vielzehigen Fischflosse der **fünfzehige Fuss** der Amphibien, den wir zuerst bei den carbonischen Stegocephalen (Fig. 262) antreffen, und der sich von da aus auf die Reptilien einerseits, auf die Säugethiere anderseits bis zum Menschen hinauf vererbt hat (Fig. 359). Mit der Reduction der Flossenstrahlen bis auf vier erfolgte gleichzeitig die weitere Differenzirung des Flossenstabes, seine quere Gliederung in obere und untere Schenkelhälften, und die Umbildung des Gliedergürtels, der bei den höheren Wirbelthieren vorn wie hinten ursprünglich aus drei Knochen zusammengesetzt ist. Es zerfällt nämlich der einfache Bogen des ursprünglichen Schultergürtels jederseits in ein oberes (dorsales) Stück, das Schulterblatt (*Scapula*), und in ein unteres (ventrales) Stück: der vordere Theil des letzteren bildet das Urschlüsselbein (*Procoracoideum*), der hintere Theil das Rabenbein (*Coracoideum*). Ganz entsprechend sondert sich auch der einfache Bogen des Beckengürtels in ein oberes (dorsales) Stück, das Darmbein (*Os ilium*), und in ein unteres (ventrales) Stück: der vordere Theil des letzteren bildet das Schambein (*Os pubis*), der hintere das Sitzbein (*Os ischii*). Wie diese drei Theile des Beckengürtels denjenigen des Schultergürtels entsprechen, zeigt Ihnen die 42ste Tabelle (S. 694). Der letztere besitzt jedoch ausserdem noch in dem secundären Schlüsselbein (*Clavicula*) einen vierten Knochen (ursprünglich Deckknochen der Haut), welcher dem ersteren fehlt (vergl. GEGENBAUR)[182].

Wie am Gürtel, so ist auch am Stiele der Gliedmaassen die Uebereinstimmung zwischen der vorderen und hinteren Extremität ursprünglich ganz vollständig. Der erste Abschnitt des Stieles wird nur durch einen einzigen starken Knochen gestützt: vorn den Oberarm (*Humerus*), hinten den Oberschenkel (*Femur*). Der zweite Abschnitt enthält dagegen zwei Knochen: vorn Speiche (*Radius, r*) und Ellbogen (*Ulna, u*); hinten entsprechend Schienbein (*Tibia*)

und Wadenbein (*Fibula*). (Vergl. die Skelete Fig. 262, 267, 272, 286—290, 342.) Auch die darauf folgenden zahlreichen, kleinen Knochen der Handwurzel (*Carpus*) und der Fusswurzel (*Tarsus*) sind vorn und hinten entsprechend angeordnet: ebenso die fünf Knochen der Mittelhand (*Metacarpus*) und des Mittelfusses (*Metatarsus*). Dasselbe gilt endlich auch von den daran angefügten fünf Zehen selbst, die in ihrer charakteristischen Zusammensetzung aus einer Reihe von Knochenstücken vorn und hinten ganz gleiche Verhältnisse zeigen. Wie im Einzelnen die Theile der Vorderbeine (*Carpomela*) und der hinteren Gliedmaassen (*Tarsomela*) zu vergleichen sind, hat CHARLES MARTINS in Montpellier ausführlich gezeigt[183]).

Wenn wir nun so durch die vergleichende Anatomie erfahren, dass das Skelet der Gliedmaassen beim Menschen ganz aus denselben Knochen in derselben Weise zusammengesetzt ist, wie das Skelet in den vier höheren Wirbelthier-Klassen, so werden wir schon daraus auf eine gemeinsame Descendenz derselben von einer einzigen Stammform schliessen dürfen. Diese Stammform war das älteste Amphibium, welches vorn und hinten fünf Zehen an jedem Fusse besass. Allerdings ist besonders der äusserste Abschnitt der Gliedmaassen durch Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen merkwürdig umgebildet. Denken Sie nur daran, welche Verschiedenheiten derselbe innerhalb der Säugethier-Klasse darbietet. Da stehen sich gegenüber die schlanken Beine des flüchtigen Hirsches und die starken Springbeine des Känguruh, die Kletterfüsse des Faulthieres und die Grabschaufeln des Maulwurfes, die Ruderflossen des Walfisches und die Flügel der Fledermaus. Gewiss wird Jeder zugestehen, dass diese Locomotions-Organe in Bezug auf Grösse, Form und specielle Function so verschieden sind, als sie nur gedacht werden können. Und doch ist das innere Knochengerüst in allen wesentlich dasselbe. Doch finden wir in allen diesen verschiedenen Beinen immer dieselben charakteristischen Knochen in derselben wesentlichen, streng erblichen Verbindung wieder: ein Beweis für die Descendenztheorie, wie ihn die vergleichende Anatomie an einem anderen Organe kaum glänzender liefern kann. (Vergl. Taf. XVIII und XIX, S. 720; sowie ihre Erklärung im Anhang.) Allerdings erleidet das Skelet in den Gliedmaassen der verschiedenen Säugethiere ausser den speciellen Anpassungen auch vielfache Verkümmerungen und Rückbildungen (Fig. 360). So finden wir schon in dem Vorderfuss (oder der Hand) des Hundes (II) die erste Zehe oder den Daumen rückgebildet. Beim Schwein (III) und beim Tapir (V) ist dieselbe ganz verschwunden. Bei den Wiederkäuern (z. B. beim

Rinde, Fig. IV) sind auch die zweite und fünfte Zehe ausserdem rückgebildet und nur die dritte und vierte gut entwickelt. Beim Pferde endlich ist gar nur eine einzige (die dritte) Zehe vollständig ausgebildet (Fig. VI, 3). Und doch sind alle diese verschiedenen Vorderfüsse, ebenso wie die Hand des Affen (Fig. 358) und des Menschen (Fig. 359), aus derselben, gemeinsamen, fünfzehigen Stammform ursprünglich entstanden. Das beweisen sowohl die Rudimente der verkümmerten Zehen, als auch die gleichartige Anordnung der Handwurzelknochen bei allen Pentanomen (Fig. 360 *a*—*p*). Vergl. hierzu Taf. XVIII und XIX, sowie oben S. 555, 556.

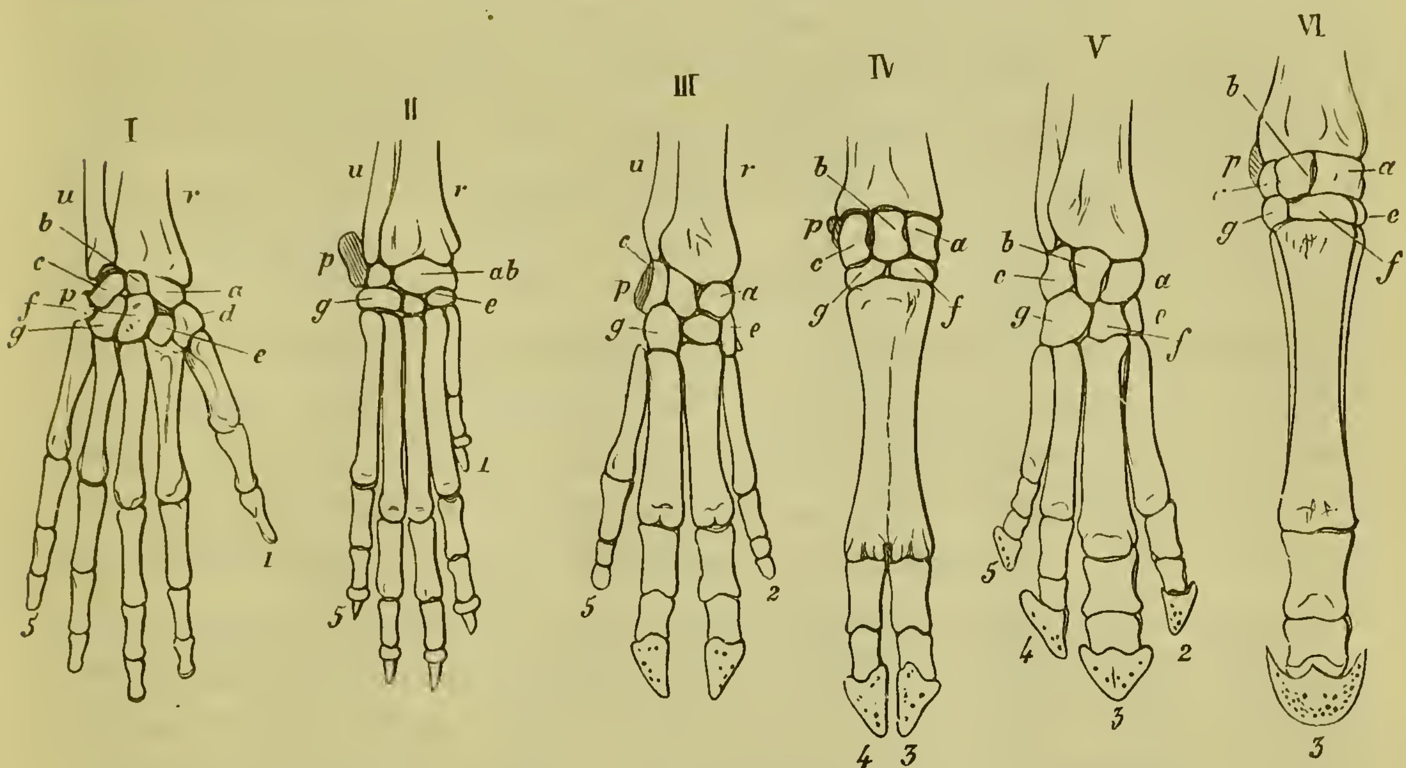


Fig. 360. **Skelet der Hand oder des Vorderfusses** von sechs Säugethieren: I. Mensch. II. Hund. III. Schwein. IV. Rind. V. Tapir. VI. Pferd. *r* Radius. *u* Ulna. *a* Scaphoideum. *b* Lunare. *c* Triquetrum. *d* Trapezium. *e* Trapezoid. *f* Capitatum. *g* Hamatum. *p* Pisiforme. 1. Daumen. 2. Zeigefinger. 3. Mittelfinger. 4. Ringfinger. 5. Kleinfinger. Nach Gegenbaur.

Dasselbe beweist aber auch die Keimesgeschichte der Gliedmaassen, die nicht nur bei allen Säugethieren, sondern überhaupt bei allen Wirbelthieren ursprünglich ganz dieselbe ist. Wie verschieden auch die Extremitäten der zahlreichen Schädelthiere später im ausgebildeten Zustande erscheinen, so entwickeln sie sich doch alle aus derselben einfachen Grundlage (vergl. Taf. VI—IX, S. 352; *f* Vorderbeine, *b* Hinterbeine). Ueberall ist die erste Anlage jeder Gliedmaasse beim Embryo ein ganz einfaches Wärzchen oder Höckerchen, welches aus der Seite des Bauchleibes oder Hyposoma hervorwächst. Die Zellen, welche die Wärzchen zusammensetzen, gehören zum Hautfaserblatte. Die Oberfläche ist von der Hornplatte überzogen, die an der Spitze der

Höckerchen etwas verdickt ist (Taf. IV, Fig. 8 x). Die beiden vorderen Wärzchen erscheinen etwas früher als die beiden hinteren. Diese einfachen Anlagen entwickeln sich bei den Fischen und Dipneusten durch Differenzirung ihrer Zellen unmittelbar zu den Flossen. Bei den höheren Wirbelthierklassen hingegen nimmt jedes der vier Wärzchen beim weiteren Wachsthum die Form einer gestielten Platte an, indem die innere Hälfte schmäler und dicker, die äussere breiter und dünner wird. Darauf gliedert sich die innere Hälfte oder der Stiel der Platte in zwei Abschnitte: Oberschenkel und Unterschenkel. Sodann entstehen am freien Rande der Platte vier seichte Einkerbungen, die allmählich tiefer werden: das sind die Einschnitte zwischen den fünf Zehen (Taf. XIV). Letztere treten bald weiter hervor. Anfangs aber sind vorn sowohl als hinten alle fünf Zehen noch durch eine dünne Bindehaut wie durch eine Schwimmhaut verbunden; sie erinnern an die ursprüngliche Bestimmung des Fusses zur Ruderflosse. Die weitere Entwickelung der Gliedmaassen aus dieser einfachsten Anlage erfolgt bei allen Wirbelthieren in der gleichen Weise nach Vererbungs-Gesetzen, und zwar dadurch, dass gewisse Gruppen von den Zellen des Hautfaserblattes sich zu Bindegewebe, andere Gruppen zu Knorpeln u. s. w. umbilden. Muskeln, Nerven und Blutgefässe wachsen als periphere Knospen aus den centralen Anlagen des Stammes (Muskelplatten, Markrohr, Gefässstämmen) in die Gliedmassen hinein. Gleich der Wirbelsäule und dem Schädel werden auch die Skelettheile der Gliedmassen zuerst aus weichen indifferenten Zellgruppen des Hautfaserblattes gebildet. Diese verwandeln sich später in Knorpel, und aus diesen gehen erst in dritter Linie die bleibenden Knochen hervor[184]).

Von nicht geringerem Interesse als die Entwickelungsgeschichte des Skelets oder der passiven Bewegungs-Werkzeuge ist diejenige der Muskeln oder der activen Locomotions-Organe. Beide stehen in engster Wechsel-Beziehung oder Correlation. Auch für die Stammesgeschichte der letzteren, wie für diejenige der ersteren, ist die vergleichende Anatomie von viel höherer Bedeutung als die Keimesgeschichte. Die ergebnissreichen Untersuchungen zur vergleichenden Myologie der Wirbelthiere von Max Fürbringer, Georg Ruge, Hans Gadow, L. Testut u. A. haben neuerdings gezeigt, welche reiche Ernte hier noch der Arbeiter harrt. Aber die vergleichende Anatomie und Ontogenie des Muskelsystems ist viel schwieriger und unzugänglicher, daher auch bis jetzt noch sehr

wenig bearbeitet; somit können wir auch von der Phylogenie desselben nur ganz allgemeine Vorstellungen haben.

Unstreitig hat sich die vielfach gegliederte Muskulatur der Wirbelthiere aus derjenigen niederer wirbelloser Thiere hervorgebildet, wobei in erster Linie die ungegliederten Helminthen in Betracht kommen. Diese besitzen einen einfachen, aus dem Mesoderm entstandenen „Hautmuskelschlauch". Derselbe wurde später verdrängt durch ein paar innere Seitenmuskeln, welche sich aus der Medial-Wand der Coelom-Taschen entwickelten; aus der „Muskelplatte" der letzteren sehen wir ja auch heute noch die erste Anlage der Muskulatur im Keime sämmtlicher Wirbelthiere entstehen (vergl. Taf. IV, V *mp*, sowie Fig. 224—229 und Fig. 361, 362 *mp*). Bei den ungegliederten Stammformen der Chordonier, die wir als „Urchordathiere" (*Prochordonia*) bezeichneten, waren die beiden Coelom-Taschen, und also auch die „Muskelplatten" ihrer Wand, noch nicht segmentirt. Ein bedeutungsvoller Fortschritt war die segmentale Gliederung derselben, wie wir sie bei *Amphioxus* Schritt für Schritt verfolgt haben (S. 430—433, Fig. 221—226). Diese Metamerie der Musculatur war der folgenschwere historische Process, mit welchem die Vertebration, die Entstehung des Wirbelthier-Stammes begann. Erst secundär trat zu dieser Gliederung des Muskelsystems diejenige des Skeletsystems hinzu, die sich weiterhin in inniger Wechselbeziehung oder Correlation zu jener ausbildete.

Die Episomiten oder dorsalen Coelom-Taschen der Acranier, Cyclostomen und Selachier (Fig. 361 *h*) entwickeln nun zunächst aus ihrer inneren oder medialen Wand (— aus der Zellenschicht, welche unmittelbar der Skeletplatte (*sk*) und dem Markrohr (*nr*) anliegt —) eine starke Muskelplatte (*mp*). Durch dorsales Wachsthum (*w*) greift dieselbe auch auf die äussere oder parietale Wand der Coelom-Tasche über, und wächst von der Rückenwand in die Bauchwand hinein. Aus diesen segmentalen Muskelplatten, welche die Metamerie der Vertebraten in erster Linie bewirken, gehen die Seitenmuskeln oder Lateral-Muskeln des Stammes hervor, wie sie in einfachster Form Amphioxus zeigt (Fig. 201). Durch Ausbildung eines horizontalen Frontal-Septum zerfallen dieselben jederseits in eine obere und untere Myotom-Reihe: dorsale und ventrale Seitenmuskeln. In typischer Regelmässigkeit zeigt dieselben der Querschnitt jedes Fischschwanzes (Fig. 363). Aus diesen „Seitenrumpf-Muskeln" geht der grösste Theil der späteren Rumpf-Muskulatur hervor, auch die „Muskelknospen" der Gliedmaassen.

Dreiundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte des menschlichen Skelets.

I. Erste Periode: **Prochordonier-Skelet** (Fig. 230, S. 440).

Das Skelet wird allein durch die Chorda dorsalis gebildet.

II. Zweite Periode: **Acranier-Skelet** (Fig. 201, S. 398).

Um die Chorda bildet sich eine mesodermale Chorda-Scheide (Perichorda), ihre dorsale Fortsetzung eine Hülle für das Markrohr.

III. Dritte Periode: **Cyclostomen-Skelet** (Fig. 16, Taf. XI).

Am vorderen Ende der Chorda bildet sich aus der Chorda-Scheide ein knorpeliger Primordial-Schädel. Um die Kiemen bildet sich ein äusseres knorpeliges Kiemen-Skelet.

IV. Vierte Periode: **Proselachier-Skelet** (Fig. 252, S. 538).

Um die Chorda bildet sich eine primitive Wirbelsäule. Reste des äusseren Kiemen-Skelets bleiben neben dem inneren bestehen. Zwei Paar Gliedmaassen mit gefiedertem (zweizeiligem) Skelet treten auf.

V. Fünfte Periode: **Selachier-Skelet** (Fig. 255, S. 541).

Die vorderen Kiemenbogen verwandeln sich in Lippenknorpel und Kieferbogen. Das äussere Kiemen-Skelet geht verloren.

VI. Sechste Periode: **Ganoiden-Skelet** (Fig. 257, S. 545).

Die Wirbelkörper gelangen zur Ausbildung. Der Schädel verknöchert theilweise; ebenso der Schultergürtel und Beckengürtel. Das Skelet der beiden Flossen-Paare wird einzeilig (halbgefiedert).

VII. Siebente Periode: **Dipneusten-Skelet** (Fig. 261, S. 549).

Die Verknöcherung des Gesichtsschädels und der Gliedmaassen schreitet fort.

VIII. Achte Periode: **Amphibien-Skelet** (Fig. 262, S. 554).

Die Kiemenbogen werden zu Theilen des Zungenbeines und des Kiefer-Apparates umgebildet. An dem halbgefiederten Flossen-Skelet verschwinden die Flossenstrahlen bis auf vier, wodurch der fünfzehige Fuss entsteht.

IX. Neunte Periode: **Reptilien-Skelet** (Fig. 267, S. 569).

Der Knochenschädel entwickelt sich weiter; das knöcherne Gaumendach trennt Mund- und Nasenhöhle.

X. Zehnte Periode: **Monotremen-Skelet** (Fig. 272, S. 579).

Wirbelsäule, Schädel, Kiefer-Apparat und Gliedmaassen-Skelet erlangen die bestimmten Eigenthümlichkeiten der Säugethiere.

XI. Elfte Periode: **Marsupialien-Skelet** (Fig. 274, S. 582).

Das Coracoid-Bein am Schultergürtel wird rückgebildet, und sein Rest verschmilzt mit dem Schulterblatt.

XII. Zwölfte Periode: **Halbaffen-Skelet** (Fig. 276, S. 594).

Die Beutelknochen, welche die Monotremen und Marsupialien auszeichnen, gehen verloren. Die Laufbeine werden zu Kletterbeinen.

XIII. Dreizehnte Periode: **Menschenaffen-Skelet** (Fig. 286—290).

Das Skelet erlangt diejenige besondere Ausbildung, welche der Mensch ausschliesslich mit den anthropoiden Affen theilt.

Vierundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte der menschlichen Muskulatur.

I. Erste Periode: **Platoden-Muskulatur** (*Turbellarien*).

Ein primärer einfacher Hautmuskelschlauch entwickelt sich aus dem Mesoderm, unmittelbar unter der Hautdecke.

II. Zweite Periode: **Helminthen-Muskulatur** (*Enteropneusten*).

Aus der Wand der paarigen einfachen Coelom-Taschen entwickeln sich ein paar einfache ungegliederte Stammmuskeln.

III. Dritte Periode: **Acranier-Muskulatur** (*Amphioxus*).

Durch Gliederung der Coelom-Taschen zerfallen die einfachen Stammmuskeln in eine paarige Reihe von Muskel-Segmenten, getrennt durch bindegewebige Hüllen oder Myocommata: Seitenmuskeln.

IV. Vierte Periode: **Cyclostomen-Muskulatur** (*Petromyzon*).

Durch Ausbildung des horizontalen Frontal-Septum zerfällt jeder Seitenmuskel in einen dorsalen und ventralen Lateralmuskel.

V. Fünfte Periode: **Fisch-Muskulatur** (*Selachii*).

Zu der Stamm-Muskulatur der Cyclostomen gesellt sich die Visceral-Muskulatur der Kiemenbogen und der Muskel-Apparat der paarigen Flossen. Drei verschiedene Stufen ihrer Ausbildung aus Hyposomiten zeigen die Selachier, Ganoiden und Dipneusten.

VI. Sechste Periode: **Amphibien-Muskulatur** (*Salamandrina*).

Mit der Umbildung der vielzehigen Fischflossen in fünfzehige Stützfüsse erfolgt eine vielfache Gliederung der Gliedmaassen-Muskulatur, entsprechend der Differenzirung ihres Skelets.

VII. Siebente Periode: **Reptilien-Muskulatur** (*Hatteria*).

Indem ein Zweig der Amphibien sich in die Stammform der Amnioten verwandelt und die Kiemen-Athmung gänzlich aufgiebt, tritt eine Rückbildung der respiratorischen Kiemen-Muskulatur ein, während sich die Muskeln für Lungen-Athmung stärker entwickeln.

VIII. Achte Periode: **Säuger-Muskulatur** (*Didelphys*).

Indem der Kiefer-Apparat der Proreptilien (Pelycosaurier und Theromoren) sich in denjenigen der Säugethiere (Promammalien) verwandelt und der Schädel in feste Verbindung mit dem Kiefer-Gaumen-Apparat tritt, erleidet der Theil des Muskel-Systems, der zur Bewegung dieser Skelet-Theile diente, eine entsprechende Umwandlung. Das Zwerchfell (Diaphragma) wird vollständig.

IX. Neunte Periode: **Affen-Muskulatur** (*Semnopithecus*).

Durch die Anpassung der Halbaffen und Affen an die Lebensweise auf Bäumen erleidet die Muskulatur ihrer älteren Säugethier-Ahnen diejenigen Veränderungen (besonders an den Gliedmaassen), welche diese Primaten auszeichnen.

X. Zehnte Periode: **Anthropoiden-Muskulatur** (*Gorilla*).

Indem die Menschen-Affen sich an den aufrechten Gang gewöhnen, tritt diejenige Differenzirung im Bau der Gliedmaassen (Skelet und Muskulatur) auf, welche die Menschen-Affen und Menschen charakterisirt.

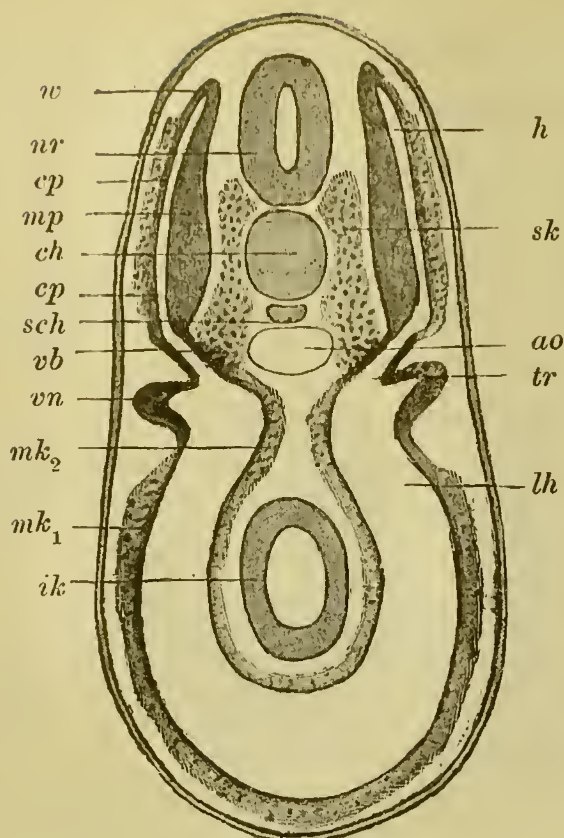


Fig. 361.

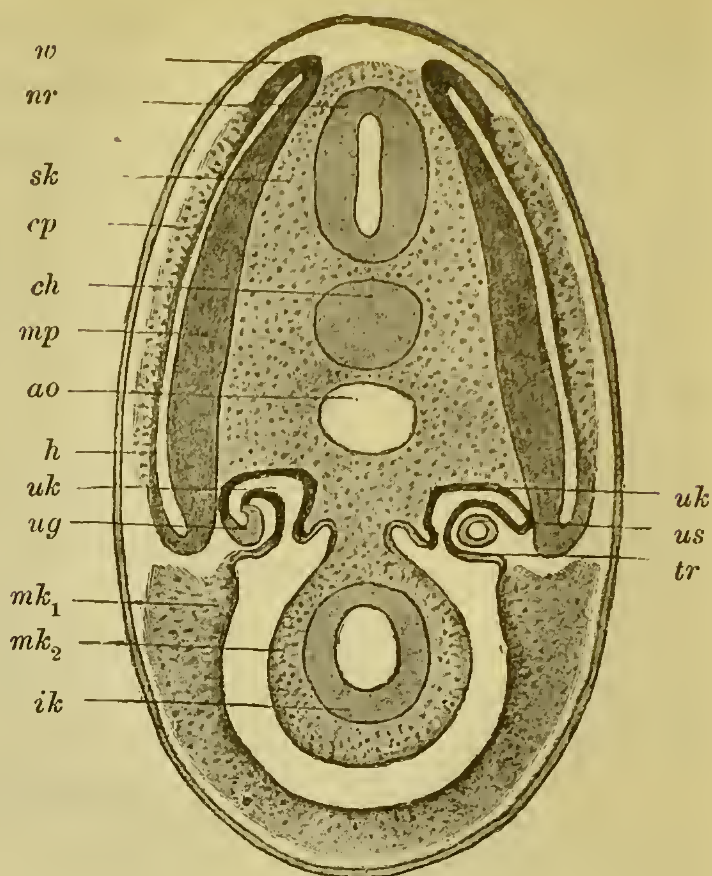


Fig. 362.

Fig. 361 und 362. **Querschnitte durch Haifisch-Embryonen** (durch die Gegend der Vorniere). Nach WIJHE und HERTWIG. In Fig. 362 sind die dorsalen Ursegmenthöhlen (*h*) bereits von der Leibeshöhle (*lh*) getrennt, während sie etwas früher (in Fig. 361) noch zusammenhängen. *nr* Nervenrohr. *ch* Chorda. *sch* Subchordaler Strang. *ao* Aorta. *sk* Skeletplatte. *mp* Muskelplatte. *cp* Cutisplatte. *w* Verbindung der letzteren (Wachsthumszone). *vn* Vorniere. *ug* Urnieren-Gang. *uk* Urnieren-Canälchen. *us* Abschnürungs-Stelle desselben. *tr* Urnieren-Trichter. *mk* Mittleres Keimblatt des Hyposom (mk_1, parietales, mk_2 viscerales). *ik* Darmdrüsenblatt.

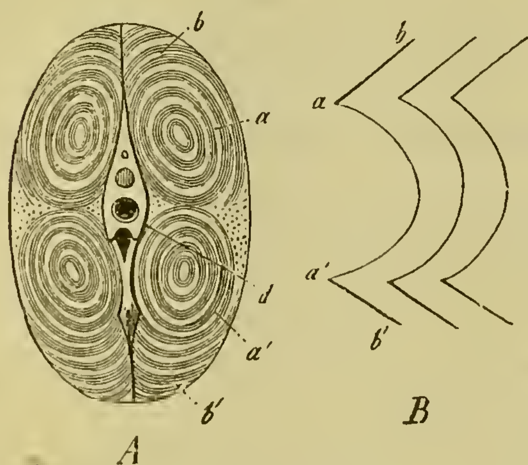
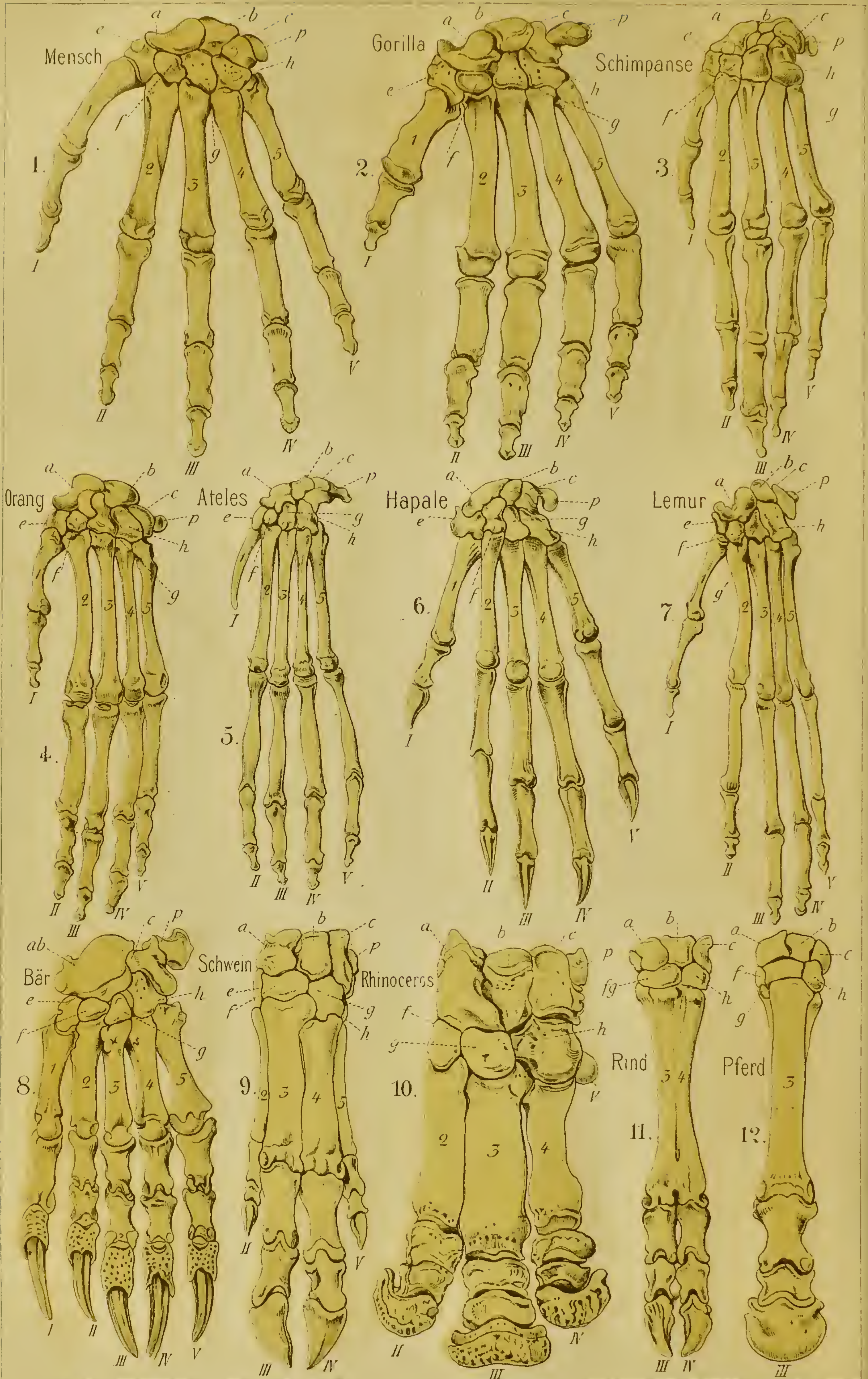
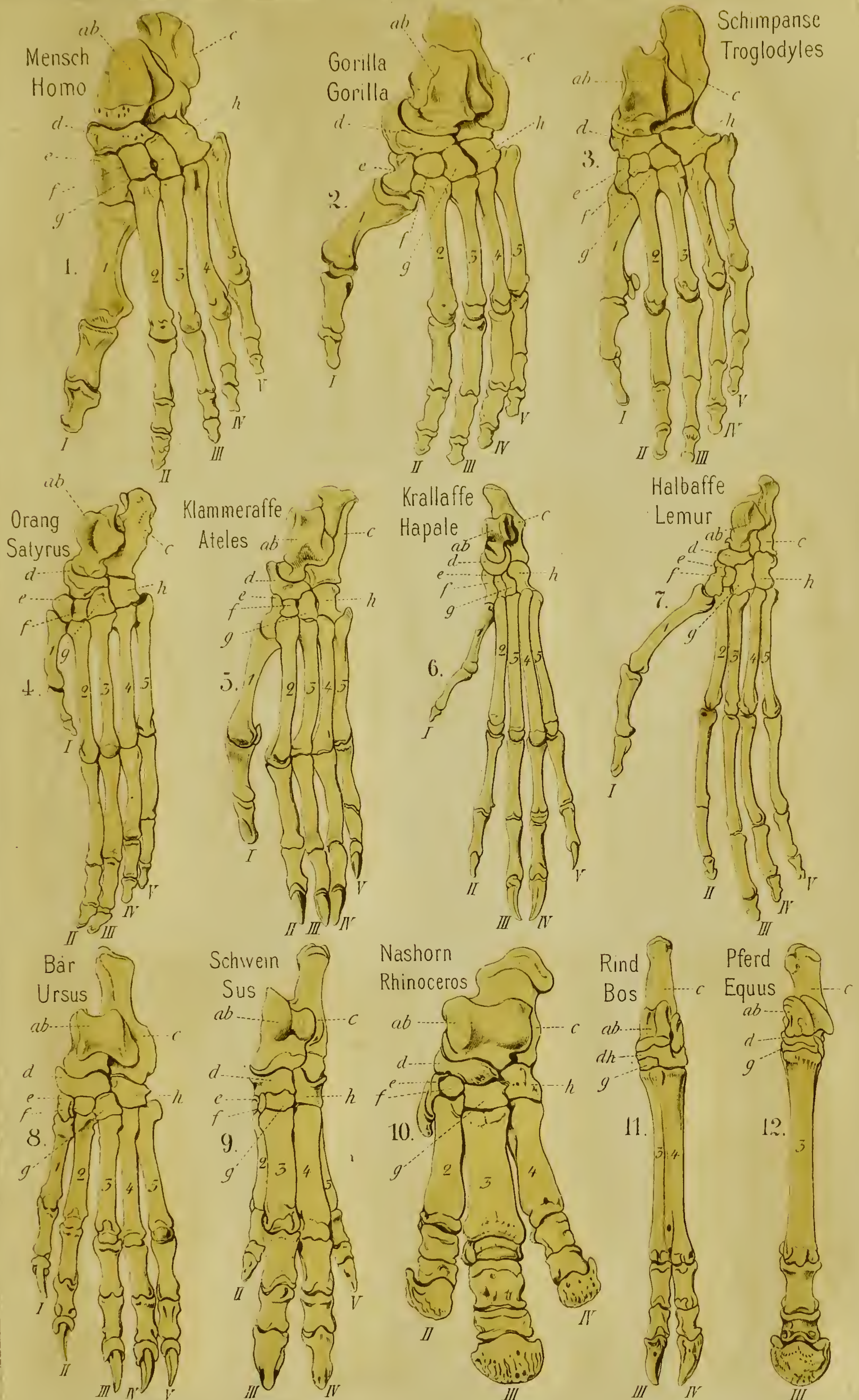


Fig. 363. **Querschnitt eines Fisch-Schwanzes** (vom Thunfisch). Nach JOHANNES MÜLLER. *a* Obere (dorsale) Seitenmuskeln: *a'*, *b'* Untere (ventrale) Seitenmuskeln. *d* Wirbelkörper. *b* Durchschnitte unvollständiger Kegelmäntel. *B* Ansatzlinien der Zwischenmuskelbänder (von der Seite).

Der grösste Theil der Kopfmuskeln (die „Visceralmuskeln") gehört ursprünglich zum Bauchleibe des Vertebraten-Organismus, und entwickelt sich aus der Wand der Hyposomiten oder ventralen Coelomtaschen. Dasselbe gilt ursprünglich auch von der primären Muskulatur der Gliedmaassen, da diese ebenfalls phylogenetisch dem *Hyposoma* oder Bauchleib angehören. (Vergl. den XIII. Vortrag S. 291, 319.) Wie sich die Muskulatur in der Ahnenreihe der Wirbelthiere vom Acranier bis zum Menschen entwickelt hat, zeigt die 44ste Tabelle (S. 719).



Hand von zwölf Säugethieren.



nach Huxley

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Fuss von zwölf Säugethieren

Siebenundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unseres Darmsystems.

„Die Vorsichtigen verlangen daher, man solle nur sammeln und es der Nachwelt überlassen, aus dem Gesammelten ein wissenschaftliches Gebäude aufzuführen; nur dadurch könne man der Schmach entgehen, dass erweiterte Kenntnisse Lehrsätze, die man für wahr gehalten, widerlegten. Wenn nicht schon das Widersinnige dieser Forderung daraus erhellte, dass die vergleichende Anatomie wie jede andere Wissenschaft eine unendliche ist, und also die Endlosigkeit der Materialiensammlung den Menschen nie zur Ernte auf diesem Felde gelangen lassen würde, wenn er jener Forderung consequent nachkäme, so würde die Geschichte uns hinlänglich belehren, dass kein Zeitalter, in welchem wissenschaftliche Bestrebungen rege waren, sich so verleugnen konnte, dass es das Ziel seiner Forschungen nur in die Zukunft setzend, nicht für sich selbst die Resultate aus dem grösseren oder geringeren Schatze der Beobachtungen zu ziehen und die Lücken durch Hypothesen auszufüllen sich bemüht hätte. In der That wäre es auch eine Maassregel der Verzweiflung, wenn man, um Nichts aus seinem Besitze zu verlieren, gar keinen Besitz erwerben wollte.“

Carl Ernst von Baer (1819).

Urdarm (Progaster) und Urmund (Prostoma). Dauerdarm (Metagaster) und Dottersack (Lecithoma). Kopfdarm (Kiemendarm, Cephalogaster) und Rumpfdarm (Leberdarm, Hepatogaster). Kiemenspalten und Schlundrinne. Schwimmblase und Lunge. Magen und Leber.

Inhalt des siebenundzwanzigsten Vortrages.

Urdarm und Urmund der Gastrula. Homologie derselben bei allen Metazoen. Uebersicht über den Bau des ausgebildeten menschlichen Darmcanals. Mundhöhle. Schlund. Speiseröhre. Luftröhre und Lungen. Kehlkopf. Magen. Dünndarm. Leber und Gallendarm. Bauchspeicheldrüse. Dickdarm. Mastdarm. Die erste Anlage des einfachen Darmrohres. Gastrula des Amphioxus und der Schädelthiere. Abschnürung des Keims von der Keimdarmblase (Gastrocystis). Urdarm und Dauerdarm. Secundäre Bildung von Mund und After aus der äusseren Haut. Entstehung des Darm-Epitheliums aus dem Darmdrüsenblatte, aller anderen Theile des Darms aus dem Darmfaserblatte. Einfacher Darmschlauch der Gastraeaden, Platoden und Helminthen. Sonderung des primitiven Darmrohres in Athmungsdarm und Verdauungsdarm. Kopfdarm (Kiemendarm) und Rumpfdarm (Leberdarm) bei den Enteropneusten, dem Amphioxus und der Ascidie. Entstehung und Bedeutung der Kiemenspalten. Verlust derselben. Kiemenbogen und Kiefergerüst. Bildung des Gebisses. Entstehung der Lunge aus der Schwimmblase der Fische. Schlundrinne oder Hypobranchialrinne. Sonderung des Magens. Entstehung der Leber und des Pancreas. Sonderung von Dünndarm und Dickdarm. Harnblase. Kloakenbildung.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1872. *Urdarm (Progaster) und Urmund (Prostoma), Primitiv-Organe.* (*In: Biologie der Kalkschwämme, Bd. I, S.* 468; *und Gastraea-Theorie, S.* 258.)

E. Ray-Lankester, 1875. *Archenteron and Blastoporus (Primitive gastric cavity and primitive mouth).* (*Quarterly Journ. Microsc. Sc. Vol. XV, p.* 163.)

Carl Gegenbaur, 1878. *Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere.* (*Morphol. Jahrb. IV. Bd.*)

C. Kupffer, 1887. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. München.*

Richard Owen, 1840—1870. *Odontography. Anatomy of Vertebrates.*

J. Kollmann, 1870. *Entwickelung der Milch- und Ersatz-Zähne beim Menschen.*

Oscar Hertwig, 1874. *Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.* (*Jena. Zeitschr. f. Naturw., VIII. Bd.*)

Ch. Tomes, 1877. *Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere.*

G. Born, 1883. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren.* (*Arch. f. mikrosk. Anat., XXII. Bd.*)

Carl Rabl, 1886. *Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager medicin. Wochenschr.*

Wilhelm Müller, 1871. *Ueber die Entwickelung der Schilddrüse und die Hypobranchial-Rinne der Tunicaten.* (*Jena. Zeitschr. f. Naturw., VI., VII. Bd.*)

F. Maurer, 1886. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier und Amphibien.* (*Morphol. Jahrb. XI. und XIII. Bd.*)

Pierre de Meuron, 1886. *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Dissert. Genève.*

Max Fürbringer, 1875. *Beiträge zur Kenntniss der Kehlkopf-Muskulatur.*

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1881. *Die Coelom-Theorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes.*

XXVII.

Meine Herren!

Unter den vegetalen Organen des menschlichen Körpers, zu deren Bildungsgeschichte wir uns jetzt wenden, steht allen anderen der Darmcanal voran. Denn unter allen Organen des Metazoen-Körpers ist das Darmrohr das älteste Organ und führt uns in die früheste Zeit organologischer Sonderung, bis in die ersten Abschnitte des laurentischen Zeitalters zurück. Wie wir schon früher sahen, musste das Resultat der ersten Arbeitstheilung zwischen den gleichartigen Zellen des ältesten vielzelligen Thierkörpers die Bildung einer ernährenden Darmhöhle sein. Die erste Pflicht und das erste Bedürfniss jedes Organismus ist die Pflicht der Selbsterhaltung. Dieser Pflicht wird genügt durch die beiden Functionen der Ernährung und der Bedeckung des Körpers. Als daher in dem uralten Hohlkugel-Thier *Blastaea*, dessen phylogenetische Existenz uns noch heute durch die ontogenetische Entwickelungs-Form der *Blastula* bewiesen wird, die einzelnen gleichartigen Blastoderm-Zellen anfingen, sich in die Arbeiten des Lebens zu theilen, mussten sie zunächst einen zweifach verschiedenen Beruf ergreifen. Die eine Hälfte verwandelte sich in ernährende Zellen und umschloss eine verdauende Höhlung, den Darmcanal. Die andere Hälfte hingegen bildete sich in deckende Zellen um, und schuf so eine äussere Hülle um dieses Darmrohr und zugleich um den ganzen Körper. So entstanden die beiden primären Keimblätter: das innere, ernährende oder vegetale Blatt, und das äussere, deckende oder animale Blatt.

Wenn wir versuchen, uns in der denkbar einfachsten Form einen Thierkörper zu construiren, der einen solchen primitiven Darmcanal und die beiden, dessen Wand bildenden primären Keimblätter besitzt, so kommen wir nothwendig auf die höchst merkwürdige Keimform der Gastrula, die wir in wunderbarer Gleichförmigkeit durch die ganze Thierreihe, mit einziger Ausnahme der

einzelligen Urthiere, nachgewiesen haben: bei den Schwämmen, Nesselthieren, Plattenthieren, Wurmthieren. Weichthieren, Gliederthieren, Mantelthieren und Wirbelthieren (Fig. 30—35 S. 161). Bei allen diesen verschiedenen Thierstämmen kehrt die Gastrula ursprünglich in derselben einfachsten Form wieder (Fig. 364). Ihr ganzer Körper ist eigentlich nur Darmcanal: die einfache Körperhöhle ist die verdauende Magenhöhle, der Urdarm (*Progaster* oder *Archenteron*, *g*); ihre einfache Oeffnung ist der Urmund (*Prostoma* oder *Blastoporus*, *o*); sie ist Mund- und Afteröffnung zugleich. Die beiden Zellenschichten, welche ihre Wand zusammen-

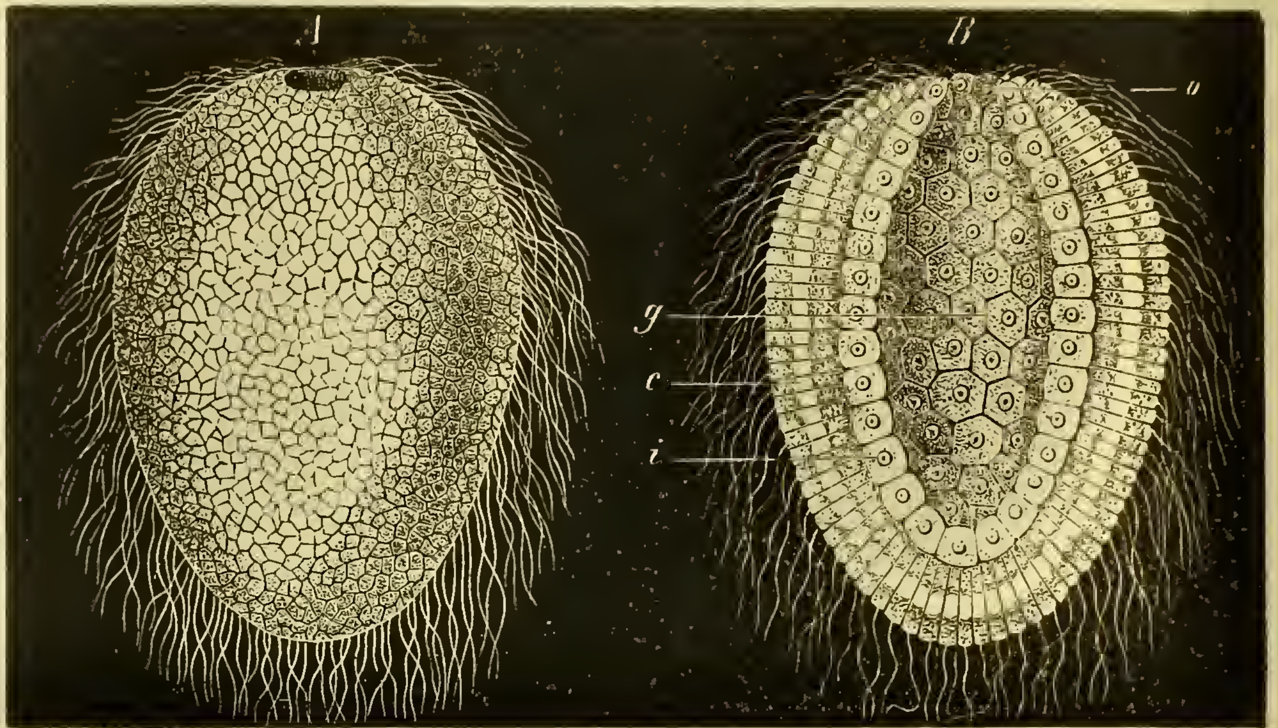


Fig. 364. Gastrula eines Schwammes (Olynthus). *A* von aussen, *B* im Längsschnitt durch die Axe. *g* Urdarm. *o* Urmund. *i* Darmblatt oder Entoderm. *c* Hautblatt oder Exoderm.

setzen, sind die beiden primären Keimblätter: das innere ernährende oder vegetale Keimblatt, das Darmblatt (*Entoderma* oder *Endoblast*, *i*); und das äussere deckende und zugleich durch seine Flimmerhaare die Locomotion vermittelnde, animale Keimblatt, das Hautblatt (*Exoderma* oder *Ectoblast*, *e*). Sicher ist es eine höchst wichtige Thatsache, dass sich bei den verschiedensten Thieren die Gastrula als früher Larvenzustand in der individuellen Entwickelung vorfindet, und dass diese Gastrula, obgleich vielfach durch cenogenetische Abänderungen maskirt, dennoch überall denselben palingenetischen Bau zeigt. Der mannichfach ausgebildete Darmcanal der verschiedensten Thiere bildet sich ontogenetisch aus demselben einfachsten Gastrula-Darme hervor. Diese höchst wichtige Thatsache berechtigt uns nach dem biogenetischen Grundgesetze zu

zwei folgenschweren Schlüssen: einem allgemeinen und einem besonderen. Der allgemeine Schluss ist ein Inductions-Schluss und lautet: Der mannichfaltig gestaltete Darmcanal aller verschiedenen Metazoen oder Gewebsthiere hat sich phylogenetisch aus einem und demselben höchst einfachen Urdarme der Gastraea hervorgebildet, jener uralten gemeinsamen Stammform, die noch heute durch die Gastrula nach dem biogenetischen Grundgesetze wiederholt wird. Der hieran geknüpfte besondere Schluss ist ein Deductions-Schluss und lautet: Der Darmcanal des Menschen als Ganzes ist homolog dem Darmcanal aller übrigen Thiere; er hat die gleiche ursprüngliche Bedeutung und hat sich aus derselben Grundform historisch hervorgebildet [186]).

Bevor wir nun die Entwickelung des menschlichen Darmcanals im Einzelnen verfolgen, wird es nothwendig sein, mit ein paar Worten uns über die allgemeinsten Verhältnisse der Zusammensetzung desselben beim entwickelten Menschen zu orientiren. Erst wenn diese Ihnen bekannt sind, können Sie die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile richtig verstehen. (Vergl. S. 737 und Taf. IV, V, S. 320.) Der Darmcanal des ausgebildeten Menschen ist in allen wesentlichen Stücken ebenso zusammengesetzt, wie derjenige aller höheren Säugethiere, und gleicht namentlich demjenigen der Catarhinen, der schmalnasigen Affen der alten Welt. Den Eingang in den Darmcanal bildet die Mundöffnung (Taf. V, Fig. 16 *o*). Durch sie gelangen die Speisen und Getränke zunächst in die Mundhöhle, auf deren Grunde sich die Zunge befindet. Bewaffnet ist unsere Mundhöhle mit 32 Zähnen, welche in einer Reihe auf den beiden Kiefern, dem Oberkiefer und Unterkiefer, befestigt sind. Wie Sie bereits wissen, ist die Bildung unseres Gebisses genau dieselbe, wie bei allen Ostaffen oder *Catarhinen*, während sie von dem Gebiss aller übrigen Thiere verschieden ist (S. 606). Ueber der Mundhöhle befindet sich die doppelte Nasenhöhle; beide sind durch die Scheidewand des Gaumens von einander getrennt. Allein wir haben gesehen, dass ursprünglich diese Trennung nicht besteht und dass sich zunächst beim Embryo eine gemeinsame Mund-Nasenhöhle bildet, die erst später durch das harte Gaumendach in zwei verschiedene Stockwerke getheilt wird: in die obere Nasenhöhle und die untere Mundhöhle (Fig. 326, S. 667). Die Nasenhöhle steht mit luftgefüllten Knochenhöhlen im Zusammenhang: Kieferhöhlen im Oberkiefer, Stirnhöhlen im Stirnbein, Keilbeinhöhlen im Keilbein.

In die Mundhöhle münden zahlreiche Drüsen von verschiedener Bedeutung, insbesondere viele kleine Schleimdrüsen und drei grössere Paare von Speicheldrüsen.

Hinten ist unsere Mundhöhle halb geschlossen durch den senkrechten Vorhang, welchen wir den weichen Gaumen oder das Gaumensegel nennen und in dessen Mitte unten das sogenannte Zäpfchen ansitzt. Ein Blick in den Spiegel bei geöffnetem Munde belehrt Sie über dessen Gestalt. Das Zäpfchen (*Uvula*) ist deshalb von Interesse, weil es ausser dem Menschen nur noch den Affen zukommt. Beiderseits des Gaumensegels liegen die „Mandeln" (*Tonsillae*). Durch die thorartig gewölbte Oeffnung, welche sich unter dem Gaumensegel befindet, den „Rachen", gelangen wir in die hinter der Mundhöhle gelegene Schlundhöhle oder den sogenannten „Schlundkopf", (*Pharynx* Taf. V, Fig. 16 *sh*). In diesen mündet jederseits ein enger Gang (die „Eustachische Ohrtrompete"), durch welchen man direct in die Trommelhöhle des Gehörorganes gelangt (Fig. 334 *e*, S. 680). Die Schlundhöhle setzt sich dann weiter fort in ein langes enges Rohr, die Speiseröhre (*sr*). Durch diese gleiten die gekauten und verschluckten Speisen hinunter in den Magen. In den Schlund mündet ferner ganz oben die Luftröhre (*lr*) ein, welche in die Lungen führt. Die Einmündungsstelle ist durch den Kehldeckel geschützt, über den die Speisen hinweggleiten. Die Luft-Athmungs-Organe, die beiden Lungen (Taf. IV, Fig. 9 *lu*) befinden sich beim Menschen, wie bei allen Säugethieren, in der Brusthöhle rechts und links, mitten zwischen ihnen das Herz (Fig. 9 *hr*; *hl*). Am oberen Ende der Luftröhre befindet sich unterhalb des eben genannten Kehldeckels eine besonders differenzirte und durch ein Knorpelgerüste gestützte Abtheilung derselben, der Kehlkopf. Dieses wichtige Organ der menschlichen Stimme und Sprache entwickelt sich ebenfalls aus einem Theile des Darmcanales. Vor dem Kehlkopf liegt die Schilddrüse (*Thyreoidea*), die sich bei vielen Menschen zum sogenannten „Kropf" vergrössert.

Die Speiseröhre steigt in der Brusthöhle längs der Brustwirbelsäule hinter den Lungen und dem Herzen hinab und tritt in die Bauchhöhle, nachdem sie das Zwerchfell durchbohrt hat. Letzteres (Taf V, Fig. 16 *z*) ist eine häutig-fleischige quere Scheidewand, welche bei allen Säugethieren (und nur bei diesen!) die Brusthöhle ($c_,$) von der Bauchhöhle ($c_{,,}$) vollständig trennt. Ursprünglich ist diese Trennung nicht vorhanden; anfangs bildet sich vielmehr beim Embryo eine gemeinsame Brustbauchhöhle, das Coelom oder

die „Pleuroperitonealhöhle". Erst später wächst das Zwerchfell als musculöse Scheidewand horizontal zwischen Brusthöhle und Bauchhöhle hinein. Diese Scheidewand sperrt dann beide Höhlen vollständig von einander ab und wird nur von einzelnen Organen durchbohrt, welche durch die Brusthöhle in die Bauchhöhle hinabtreten. Von diesen Organen ist eines der wichtigsten die Speiseröhre. Nachdem diese durch das Zwerchfell hindurch in die Bauchhöhle getreten ist, erweitert sie sich zum Magenschlauch, in welchem vorzüglich die Verdauung stattfindet. Der Magen des erwachsenen Menschen (Fig. 365, Taf. V, Fig. 16 *mg*) ist ein länglicher, etwas schräg gestellter Sack, der links in einen Blindsack, den Magengrund oder Fundus sich erweitert (*b*), rechts dagegen sich verengt und an dem rechten Ende, dem sogenannten Pylorus oder Pförtnertheil (*e*), in den Dünndarm übergeht. Hier befindet sich zwischen beiden Darmabtheilungen eine Klappe, die Pylorus-Klappe (*d*); sie öffnet sich nur dann, wenn der Speisebrei aus dem Magen in den Dünndarm tritt. Der Magen selbst ist beim Menschen und den höheren Wirbelthieren das wichtigste Verdauungsorgan und besorgt

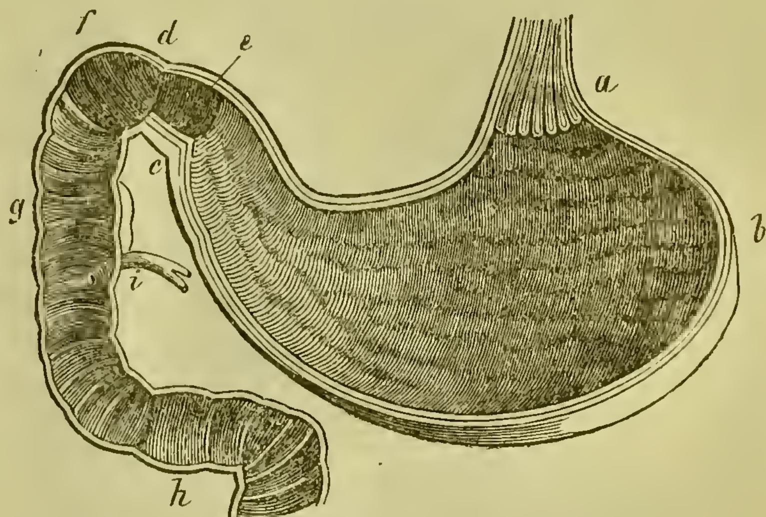


Fig. 365. **Magen und Gallendarm** des Menschen im Längsschnitt. *a* Cardia (Grenze der Speiseröhre). *b* Fundus (Blindsack der linken Seite). *c* Pylorusfalte. *d* Pylorusklappe. *e* Pylorushöhle. *fgh* Gallendarm. *i* Einmündungsstelle des Gallenganges und des Pancreasganges. Nach Meyer.

vorzugsweise die Auflösung der Speisen; nicht so bei vielen niederen Vertebraten, wo der Magen ganz fehlen kann und seine Function durch einen weiter hinten gelegenen Darmtheil übernommen wird. Die fleischige Wand des Magens ist verhältnissmässig dick; sie besitzt auswendig starke Muskellagen, welche die Verdauungsbewegung des Magens bewirken; inwendig eine grosse Masse von kleinen Drüsen, den Labdrüsen, welche den verdauenden Magensaft oder Labsaft absondern.

Auf den Magen folgt der längste Abschnitt des ganzen Darmcanals, der Mitteldarm oder Dünndarm (*Chylogaster*). Er hat vorzugsweise die Aufgabe, die Aufsaugung der verdauten flüssigen Nahrungsmasse oder des Speisebreies zu bewirken, und zerfällt

wieder in mehrere Abschnitte, von denen der erste, auf den Magen zunächst folgende, der Gallendarm oder Zwölffingerdarm (*Duodenum*) heisst (Fig. 365 *fgh*). Der Gallendarm bildet eine kurze, hufeisenförmig gebogene Schlinge. In denselben münden die grössten Drüsen des Darmcanals ein: die Leber, die wichtigste Verdauungsdrüse, welche die Galle liefert; und eine sehr grosse Speicheldrüse, die Bauchspeicheldrüse oder das Pancreas, welche den Bauchspeichel absondert. Beide Drüsen ergiessen die von ihnen abgesonderten Säfte, Galle und Bauchspeichel, nahe bei einander in das Duodenum (*i*). Die Einmündungsstelle des Gallenganges ist von ganz besonderer phylogenetischer Bedeutung, da sie bei allen Wirbelthieren dieselbe ist und den wichtigsten Punkt des „Leberdarms" oder Rumpfdarms bezeichnet (Gegenbaur). Die Leber, phylogenetisch älter als der Magen, ist beim erwachsenen Menschen eine mächtige, sehr blutreiche Drüse, auf der rechten Seite unmittelbar unter dem Zwerchfell gelegen und durch dieses von den Lungen getrennt (Taf. V, Fig. 16 *lb*). Die Bauchspeicheldrüse liegt etwas weiter dahinter und mehr links (Fig. 16 *p*). Der Dünndarm wird in seinem weiteren Verlaufe so lang, dass er nothwendig, um im engen Raume der Bauchhöhle Platz zu finden, sich in viele Schlingen zusammenlegen muss. Dieses „Gedärme" zerfällt in einen oberen Leerdarm (*Jejunum*) und in einen unteren Krummdarm (*Ileum*). In diesem letzterem Abschnitte liegt diejenige Stelle des Dünndarmes, wo beim Embryo der Dottersack in das Darmrohr mündet (Taf. V, Fig. 15 *dd*). Dieses lange dünne Gedärme geht dann weiter in den grossen weiten Dickdarm über, von dem es durch eine besondere Klappe abgeschlossen wird. Unmittelbar hinter dieser „Bauhin'schen Klappe" bildet der Anfang des Dickdarmes eine weite taschenförmige Ausstülpung, den Blinddarm (*Coecum*). Das verkümmerte Ende des Blinddarmes ist als rudimentäres Organ berühmt: „der wurmförmige Darmfortsatz" (*Processus vermiformis*, S. 93). Der Dickdarm oder das Colon besteht aus drei Theilen, einem aufsteigenden rechten, einem queren mittleren und einem absteigenden linken Theile. Der letztere geht schliesslich durch eine S-förmige Biegung in den letzten Abschnitt des Darmcanals, den Mastdarm über, welcher sich hinten durch den After öffnet (Taf. V, Fig. 16 *a*). Sowohl der Dickdarm als der Dünndarm sind mit sehr zahlreichen kleinen Drüsen ausgestattet, die theils schleimige, theils andere Säfte abscheiden.

Angeheftet ist der Darmcanal in dem grössten Theile seiner Länge an die innere Rückenfläche der Bauchhöhle oder an die untere

Fläche der Wirbelsäule. Die Anheftung geschieht vermittelst jener dünnen häutigen Platte, die wir das Gekröse oder Mesenterium nannten, und die sich unmittelbar unter der Chorda aus dem Darmfaserblatte entwickelt, da wo sich dasselbe in die äussere Lamelle des Seitenblattes, in das Hautfaserblatt, umbiegt (Fig. 138—141, Taf. IV, Fig. 8 *t*). Die Umbiegungsstelle wird als „Mittelplatte" bezeichnet (Fig. 131 *mp*, S. 305). Anfangs ist dieses Gekröse ganz kurz (Taf. V, Fig. 14 *g*); aber im mittleren Theile des Darmcanals verlängert es sich bald sehr beträchtlich und gestaltet sich zu einer dünnen, durchsichtigen Hautplatte, welche um so ausgedehnter sein muss, je weiter sich die Darmschlingen von ihrer ursprünglichen Anheftungsstelle an der Wirbelsäule entfernen. In dieser Gekrösplatte verlaufen die Blutgefässe, Lymphgefässe und Nerven, welche an den Darmcanal herantreten.

Obgleich nun der Darmcanal des ausgebildeten Menschen in dieser Gestalt ein höchst zusammengesetztes Organ darstellt, und obgleich derselbe im Einzelnen noch eine Masse von verwickelten und feinen Structur-Verhältnissen zeigt, auf die wir hier gar nicht eingehen können, so hat sich dennoch dieses ganze complicirte Gebilde historisch aus jener einfachsten Form des Urdarmes hervorgebildet, welche unsere Gastraeaden-Ahnen besassen, und welche uns noch heutzutage jede Gastrula vorführt. Wir haben schon früher (im IX. Vortrage) nachgewiesen, wie sich die eigenthümliche *Epigastrula* der Säugethiere (Fig. 64, S. 209) zurückführen lässt auf die ursprüngliche Form der Glocken-Gastrula, welche unter allen Wirbelthieren einzig und allein der Amphioxus bis auf den heutigen Tag getreu conservirt hat (Fig. 212, S. 423). Gleich dieser letzteren ist auch die Gastrula des Menschen und aller anderen Säugethiere als die ontogenetische Wiederholung derjenigen phylogenetischen Entwickelungs-Form zu betrachten, welche wir Gastraea nennen, und bei welcher der ganze Thierkörper weiter Nichts als Darm ist.

Die eigenthümliche Art und Weise, in welcher sich der complicirte Darmcanal des Menschen aus jener einfachen Gastrula entwickelt, und welche derjenigen der übrigen Säugethiere gleich ist, kann nur dann richtig verstanden werden, wenn man sie im Lichte der Phylogenie betrachtet. Dieser entsprechend müssen wir zwischen dem ursprünglichen, primären Darm der Schädellosen und dem abgeänderten, secundären Darm der Schädelthiere unterscheiden. Der Darm des Amphioxus (des Vertreters der Schädellosen) bildet keinen Dottersack und entwickelt sich palingenetisch aus dem

ganzen Urdarm der Gastrula. Der Darm der Schädelthiere hingegen besitzt eine abgeänderte cenogenetische Entwickelungsform und sondert sich frühzeitig in zwei verschiedene Theile: in den bleibenden secundären Darm oder Dauerdarm (*Metagaster*), aus dem allein die verschiedenen Theile des differenzirten Darm-Systems entstehen, und in den vergänglichen Dottersack, der nur als Proviant-Magazin für den Aufbau des Embryo dient (*Lecithoma,* Fig. 100, S. 275). Am stärksten ausgebildet ist der Dottersack bei den Urfischen, Knochenfischen, Reptilien und Vögeln. Rückgebildet ist er bei den Säugethieren, namentlich bei den Placentalthieren. Als eine vermittelnde Zwischenbildung zwischen der palingenetischen Darm-Entwickelung der Schädellosen und der cenogenetischen Keimungs-Weise der Amnioten ist die eigenthümliche Darm-Entwickelung der Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien zu betrachten [187]).

Sie wissen nun bereits aus unsererer Keimesgeschichte, in welcher eigenthümlichen Weise jene Darmbildung beim Embryo des Menschen und der übrigen Säugethiere erfolgt. Aus der Gastrula derselben entsteht zunächst die kugelige, mit Flüssigkeit gefüllte Keimdarmblase (*Gastrocystis*, Fig. 101, 102, S. 278). In deren Rückenwand bildet sich der sohlenförmige Keimschild, und an dessen Unterseite erscheint in der Mittellinie eine flache Rinne, die erste Anlage des späteren, secundären Darmrohrs. Diese Darmrinne wird immer tiefer, und ihre Ränder krümmen sich gegen einander, um endlich zu einer Röhre zusammenzuwachsen (Fig. 100, S. 275). Die Wand dieses secundären Darmrohrs besteht aus zwei Häuten, aus dem inneren Darmdrüsenblatte und aus dem äusseren Darmfaserblatte. Das Rohr ist anfangs ganz geschlossen und besitzt nur in der Mitte der unteren Wand eine Oeffnung, durch welche es mit der Keimdarmblase in Verbindung steht (Taf. V, Fig. 14). Letztere wird im Laufe der Entwickelung immer kleiner, je mehr sich der Darmcanal ausbildet. Während anfangs das Darmrohr nur als ein kleiner Anhang an einer Seite der grossen Keimdarmblase erscheint (Fig. 183), bildet später umgekehrt der Rest der letzteren nur einen ganz unbedeutenden Anhang an dem grossen Darmcanal. Dieser Anhang ist der „Dottersack" oder die Nabelblase. Dieselbe besitzt später gar keine Bedeutung mehr und geht endlich ganz unter, indem der definitive Verschluss der ursprünglichen mittleren Oeffnung des Darmcanales erfolgt und sich hier der sogenannte Darmnabel bildet (Fig. 187—191, S. 372).

Sie wissen auch bereits, dass dieses einfache cylindrische Darmrohr anfänglich beim Menschen wie bei den Wirbelthieren überhaupt vorn und hinten blind geschlossen ist (Fig. 143; Taf. V, Fig. 14), und dass die beiden bleibenden Oeffnungen des Darmcanals, vorn der Mund, hinten der After, erst nachträglich sich bilden, und zwar von der äusseren Haut her. Vorn entsteht in der äusseren Haut eine Mundgrube (Fig. 366 *hp*), die dem blinden vorderen Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) entgegenwächst und endlich in diese durchbricht.

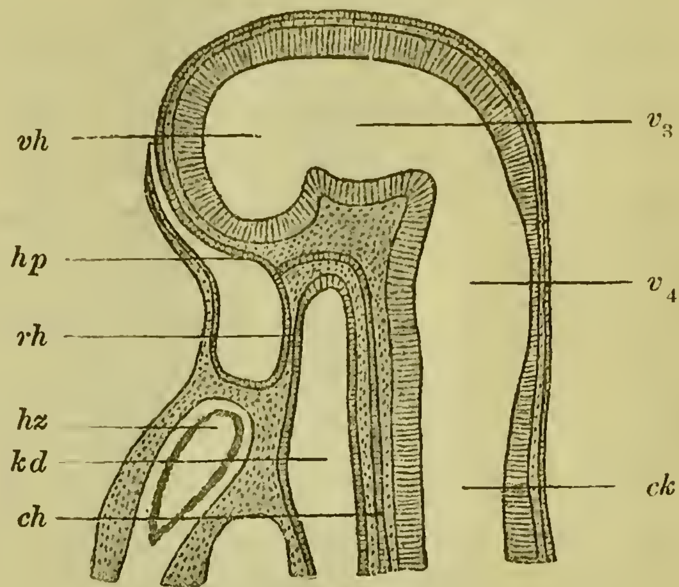


Fig. 366. **Median-Schnitt durch den Kopf eines Kaninchen-Keims** von 6 mm Länge. Nach MIHALCOVICS. Die tiefe Mundbucht (*hp*) ist durch die Rachenhaut (*rh*) von der blinden Kopfdarmhöhle (*kd*) getrennt. *hz* Herz, *ch* Chorda, *hp* die Stelle, wo aus der Mundbucht die Hypophysis vorwächst. *vh* Höhle des Grosshirns, v_3 dritter Ventrikel (Zwischenhirn), v_4 vierter Ventrikel (Hinterhirn), *ck* Canal des Rückenmarks.

Ebenso bildet sich hinten in der Hautdecke eine flache Aftergrube aus, welche bald tiefer wird, dem blinden hinteren Ende der Beckendarmhöhle entgegenwächst und schliesslich mit dieser sich vereinigt. Sowohl vorn wie hinten besteht anfänglich zwischen der äusseren Hautgrube und dem blinden Darmende eine dünne Scheidewand, welche bei dem Durchbruch verschwindet, vorn die Rachenhaut (*rh*), hinten die Afterhaut. (Vergl. Fig. 377, S. 744).

Unmittelbar vor der Afteröffnung wächst aus dem Hinterdarm die Allantois hervor, jenes wichtige embryonale Anhangsgebilde, welches sich bei den Placentalthieren, und nur bei diesen (also auch beim Menschen), zur Placenta entwickelt (Fig. 184 *t*; Taf. V, Fig. 14 *al*). In dieser weiter entwickelten Form, welche Ihnen das Schema in Fig. 190, S. 372 vorführt, stellt nunmehr der Darmcanal des Menschen, gleich demjenigen aller anderen Säugethiere, ein schwach gekrümmtes, cylindrisches Rohr dar, welches vorn und hinten eine Oeffnung besitzt, und aus dessen unterer Wand zwei Anhänge hervortreten: die vordere Nabelblase oder der Dottersack, und die hintere Allantois oder der Urharnsack.

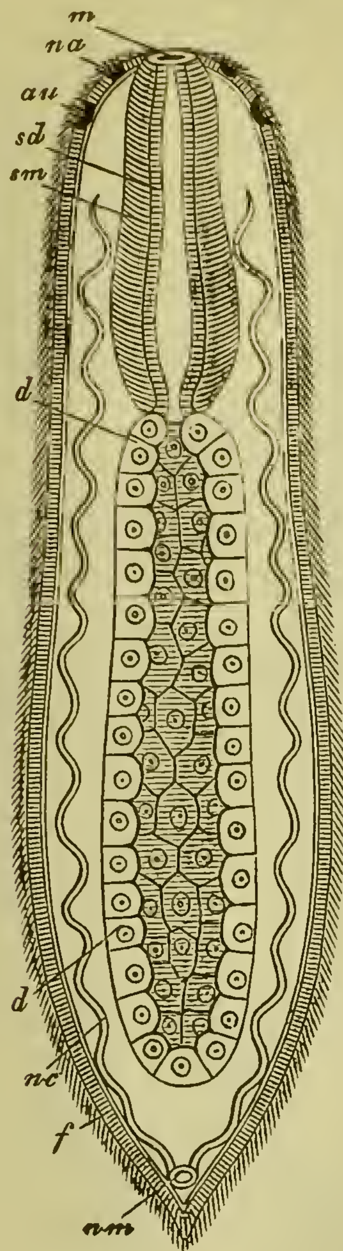
Die dünne Wand dieses einfachen Darmrohres und seiner beiden ventralen Anhänge zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung aus

zwei verschiedenen Zellenschichten zusammengesetzt. Die innere Schicht, welche den gesammten Hohlraum auskleidet, besteht aus grösseren dunkleren Zellen und ist das Darmdrüsenblatt. Die äussere Schicht besteht aus helleren kleineren Zellen und ist das Darmfaserblatt. Eine Ausnahme von dieser Zusammensetzung macht nur die Mundhöhle und die Afterhöhle, weil diese aus der äusseren Haut entstehen. Die innere Zellenauskleidung der gesammten Mundhöhle wird daher nicht vom Darmdrüsenblatte, sondern vom Hautsinnesblatte geliefert, und ihre fleischige Unterlage nicht vom Darmfaserblatte, sondern vom Hautfaserblatte. Dasselbe gilt von der Wand der Afterhöhle (Taf. V, Fig. 15).

Fragen Sie nun, wie sich diese constituirenden Keimblätter der primitiven Darmwand zu den mancherlei verschiedenen Geweben und Organen verhalten, die wir später am ausgebildeten Darme antreffen, so ist die Antwort hierauf höchst einfach. Die Bedeutung dieser beiden Blätter für die gewebliche Ausbildung und Differenzirung des Darmcanales mit allen seinen Theilen lässt sich in einem einzigen Satze zusammenfassen: es entwickelt sich das Darm-Epithelium, d. h. die innere, weiche Zellenschicht, welche die Höhlung des Darmcanals und aller seiner Anhänge auskleidet, und welche unmittelbar die Ernährungs-Vorgänge einleitet, einzig und allein aus dem Darmdrüsenblatte; alle anderen Gewebe und Organe hingegen, die zum Darmcanal und seinen Anhängen gehören, entstehen aus dem Darmfaserblatte. Aus diesem letzteren entwickelt sich also die ganze äussere Umhüllung des Darmrohrs und seiner Anhänge: das faserige Bindegewebe und die glatten Muskeln, welche seine Fleischhaut zusammensetzen; die Knorpel, welche dieselbe stützen (z. B. die Knorpel des Kehlkopfes und der Luftröhre), die zahlreichen Blutgefässe und Lymphgefässe, welche aus der Wand des Darmes Nahrung aufsaugen, kurz alles Andere, was ausser dem Darm-Epithel am Darme sonst noch vorkommt. Aus demselben Darmfaserblatte entsteht ausserdem noch das ganze Gekröse oder Mesenterium mit allen darin liegenden Theilen, das Herz, die grossen Blutgefässe des Körpers u. s. w. (Vergl. S. 620 und Taf. V, Fig. 16).

Verlassen wir nun einen Augenblick diese ursprüngliche Anlage des Säugethierdarmes, um einen Vergleich derselben mit dem Darmcanal der niederen Wirbelthiere und jener Wirbellosen anzustellen, welche wir als Vorfahren des Menschen kennen gelernt haben. Da finden wir zunächst bei den niedersten Metazoen, den

Gastraeaden (S. 496), das Darmrohr zeitlebens in jener einfachsten Gestalt vor, welche die palingenetische Gastrula der übrigen Thiere vorübergehend zeigt; so bei den Physemarien (*Prophysema*, Fig. 240), den einfachsten Schwämmen (*Olynthus*,



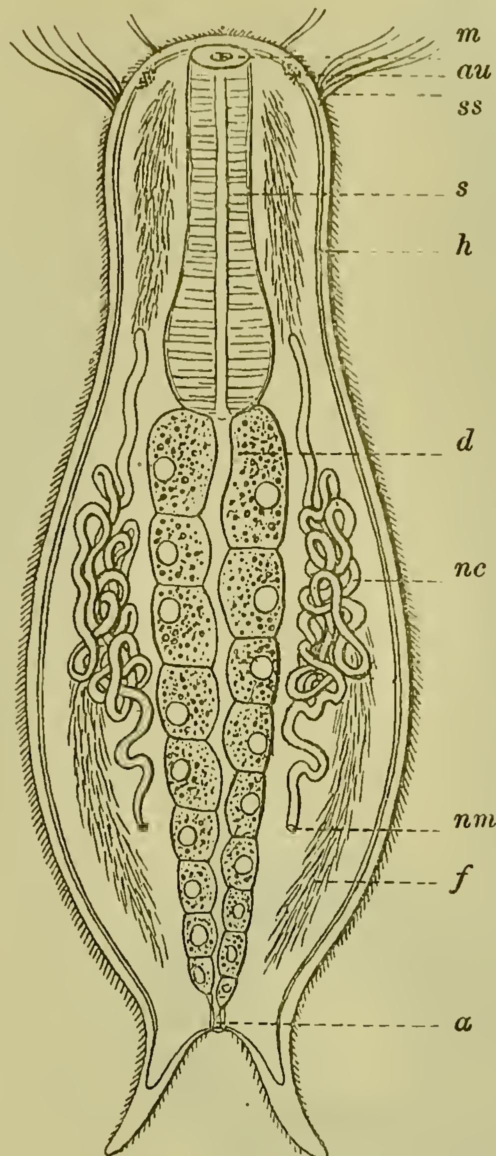


Fig. 367. Fig. 368.

Fig. 367. **Ein einfacher Strudelwurm** (*Rhabdocoelum*). *m* Mund. *s* Schlund. *sd* Schlund-Epithel. *sm* Schlund-Muskulatur. *d* Magendarm. *nc* Nierencanäle. *nm* Nierenmündung. *au* Auge. *na* Geruchsgrube.

Fig. 368. **Chaetonotus, eine einfachste Helminthen-Form**, aus der Gruppe der Gastrotrichen. *m* Mund. *s* Schlund. *d* Darm. *a* After. *ss* Sinneshaare. *au* Augen. *ms* Muskelzellen. *h* Haut. *f* Flimmerbänder der Bauchfläche. *nc* Nephridien (Wassergefässe oder Excretions-Organe). *nm* deren Mündung.

Fig. 243) und den Süsswasser-Polypen (*Hydra*); ebenso bei den *Ascula*-Keimen vieler anderer Coelenterien (Fig. 242). Auch bei den einfachsten Formen der Plattenthiere, den Rhabdocoelen (Fig. 367), ist der Darm noch ein einfacher gerader Schlauch, von Entoderm ausgekleidet; nur mit dem wichtigen Unterschiede, dass

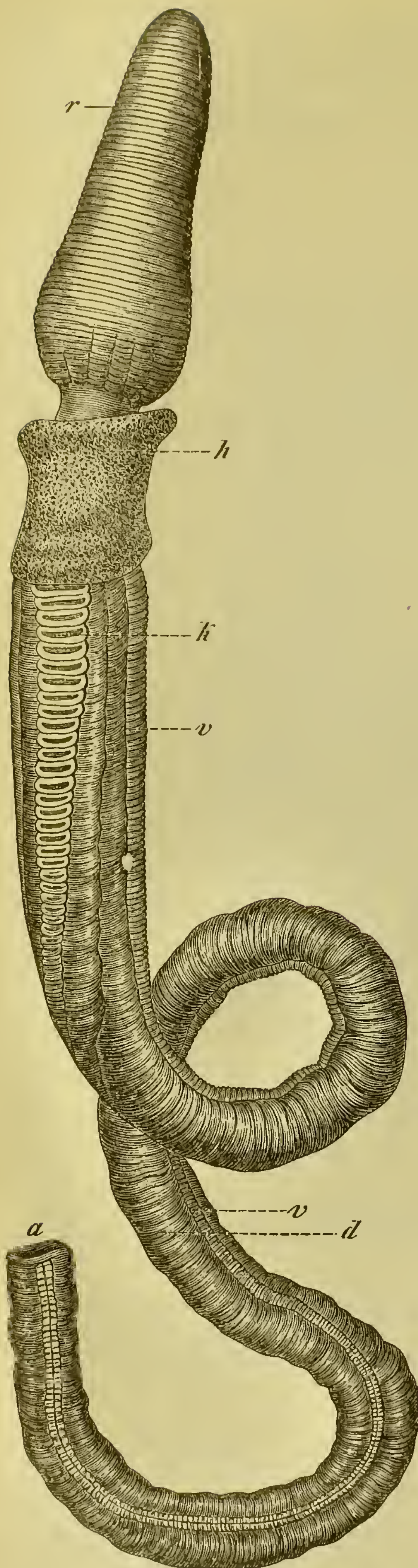


Fig. 369.

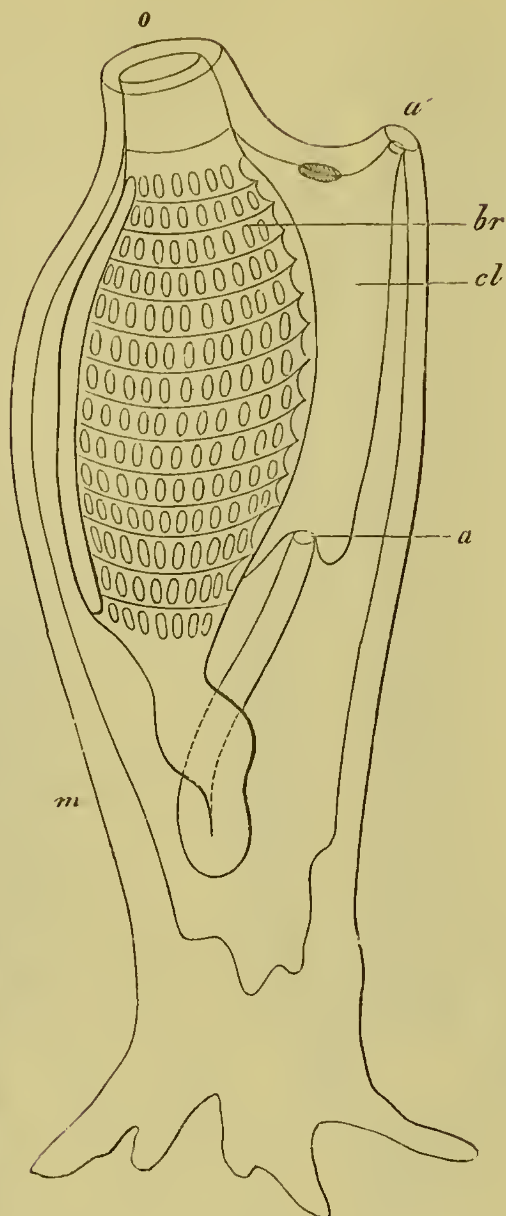


Fig. 370.

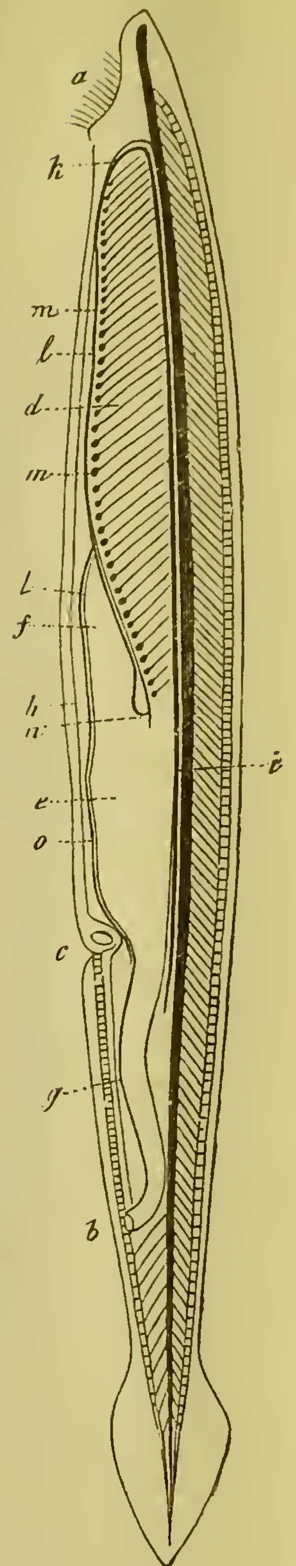


Fig. 371.

Fig. 369. **Ein junger Eichelwurm** (*Balanoglossus*). Nach Alexander Agassiz. *r* Eichelförmiger Rüssel. *h* Halskragen. *k* Kiemenspalten und Kiemenbogen des Vorderdarmes, jederseits in einer langen Reihe hinter einander. *d* Verdauender Hinterdarm, den grössten Theil der Leibeshöhle ausfüllend. *v* Darmvene oder Bauchgefäss, zwischen zwei parallelen Hautfalten gelegen. *a* After.

Fig. 370. **Organisation einer Ascidie** (Ansicht von der linken Seite wie auf Taf. XI, Fig. 14): die Rückenseite ist nach rechts, die Bauchseite nach links gekehrt, die Mundöffnung (*o*) nach oben; am entgegengesetzten Schwanzende ist die Ascidie unten festgewachsen. Der Kiemendarm (*br*), der von vielen Spalten durchbrochen ist, setzt sich unten in den Magendarm fort. Der Enddarm öffnet sich durch den After (*a*) in die Mantelhöhle (*cl*), aus der die Excremente mit

hier bereits die einzige Oeffnung desselben, der Urmund (*m*), durch Einstülpung der Haut einen muskulösen Schlund (*sd*) gebildet hat.

Die gleiche einfache Form zeigt auch noch der Darm der niederen Helminthen (Gastrotrichen, Fig. 368; Nematoden, Sagitten u. A.). Hier hat sich aber bereits an dem hinteren, dem Munde entgegengesetzten Ende eine zweite wichtige Darmöffnung gebildet, der After, (*Anus*, Fig. 368 *a*).

Einen sehr bedeutenden Fortschritt in der Darmbildung der Helminthen zeigt der merkwürdige Eichelwurm (*Balanoglossus*, Fig. 369), der einzige lebende Ueberrest von der Klasse der Darmathmer (*Enteropneusta*). Hier erscheint zum ersten Male jene bedeutungsvolle Sonderung des Darmrohrs in zwei Hauptabschnitte, welche sämmtliche Chordathiere (*Chordonia*) auszeichnet. Die vordere Hälfte, der Kopfdarm (*Cephalogaster*) wird hier zum Athmungs-Organ (Kiemendarm, Fig. 369 *k*); die hintere Hälfte, der Rumpfdarm (*Hepatogaster*), ist allein als Verdauungs-Organ thätig (Leberdarm, *d*). Die morphologische und physiologische Sonderung dieser beiden Darmtheile beim Eichelwurm ist ganz dieselbe, wie bei allen Mantelthieren und Wirbelthieren; sie ist um so bedeutungsvoller, als überall zunächst nur ein paar Kiemenspalten im Kopfdarm auftreten, und als die Mittellinie seiner Bauchwand in allen drei Gruppen eine flimmernde, drüsige Schlundrinne zeigt (Fig. 250, S. 523; Fig. 376, S. 743).

Besonders interessant und wichtig ist gerade in dieser Beziehung die Vergleichung der Enteropneusten mit den Ascidien (Fig. 370) und dem Amphioxus (Fig. 371); jenen höchst interessanten Thieren, welche die Brücke zwischen den Wirbellosen und Wirbelthieren herstellen. In beiden Thierformen ist der Darm wesentlich übereinstimmend gebaut; der vordere Abschnitt bildet den athmenden Kiemendarm, der hintere den verdauenden Leberdarm. In Beiden entwickelt er sich palingenetisch aus dem Urdarm der Gastrula (Taf. X, Fig. 4, 10), und in Beiden überwächst das Hinterende des Markrohrs dergestalt den Urmund, dass der merkwürdige Markdarmgang entsteht, die vorübergehende Verbin-

dem Athemwasser durch das Kiemenloch oder die Kloakenmündung (*a'*) entfernt werden. *m* Mantel. Nach GEGENBAUR.

Fig. 371. **Das Lanzetthierchen** (*Amphioxus lanceolatus*), zweimal vergrössert, von der linken Seite gesehen (die Längsaxe steht senkrecht; das Mundende ist nach oben, das Schwanzende nach unten gerichtet, ebenso wie auf Taf. XI, Fig. 15). *a* Mundöffnung, von Bartfäden umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Kiemenloch (*Porus branchialis*). *d* Kiemenkorb. *e* Magen. *f* Leber. *g* Dünndarm. *h* Kiemenhöhle. *i* Chorda (Axenstab), unter derselben die Aorta. *k* Aortenbogen. *l* Stamm der Kiemenarterie. *m* Anschwellungen an den Aesten derselben. *n* Hohlvene. *o* Darmvene.

dung zwischen Nervenrohr und Darmrohr (*Canalis neurentericus*, Fig. 80, 82 *ne*). In der Nähe des zugewachsenen Urmundes, vielleicht an seiner Stelle, bildet sich neu die spätere Afteröffnung. Ebenso ist auch die Mundöffnung des Amphioxus und der Ascidie eine Neubildung. Dasselbe gilt in gleicher Weise von der Mundöffnung des Menschen und überhaupt aller Schädelthiere. Die secundäre Mundbildung der Chordathiere hängt vielleicht mit der Bildung der Kiemenspalten zusammen, welche unmittelbar hinter dem Munde in der Darmwand auftreten. Damit wird der vordere Abschnitt des Darms zum Athmungsorgan. Wie charakteristisch diese Anpassung für die Wirbelthiere und Mantelthiere ist, haben wir schon früher hervorgehoben. Die phylogenetische Entstehung der Kiemenspalten bezeichnet den Beginn einer neuen Epoche in der Stammesgeschichte der Wirbelthiere.

Auch bei der weiteren ontogenetischen Ausbildung des Darmcanals im menschlichen Embryo erscheint die Entstehung der Kiemenspalten als wichtigster Vorgang. Schon sehr frühzeitig verschmilzt am Kopfe des menschlichen Keimes die Schlundwand mit der äusseren Körperwand, und es erfolgt dann rechts und links an den Seiten des Halses, hinter der Mundöffnung, die Bildung von vier Spalten, die unmittelbar aus der Schlundhöhle nach aussen führen. Diese Spalten sind die Kiemenspalten oder Schlundspalten; und die Scheidewände, durch welche sie getrennt werden, die Kiemenbogen oder Schlundbogen (Fig. 321—325, S. 666; Taf. I und XX, sowie Taf. V, Fig. 15 *ks*). Das sind embryonale Bildungen von höchstem Interesse. Denn wir sehen daraus, dass die höheren Wirbelthiere alle noch in ihrer ersten Jugend nach dem biogenetischen Grundgesetze denselben Vorgang recapituliren, welcher ursprünglich für die Entstehung des ganzen Chordonier-Stammes von der grössten Bedeutung wurde. Dieser Vorgang war eben die Sonderung des Darmrohres in zwei Hauptabschnitte: in einen vorderen respiratorischen Abschnitt, den Kiemendarm, welcher bloss der Athmung dient (Kopfdarm *Cephalogaster*), und einen hinteren digestiven Abschnitt, den Leberdarm, welcher bloss der Verdauung dient (Rumpfdarm, *Hepatogaster*). Da wir diese höchst charakteristische Sonderung des Darmrohres in zwei physiologisch ganz verschiedene Hauptabschnitte ebenso bei sämmtlichen Vertebraten, wie bei allen Tunicaten antreffen, so dürfen wir schliessen, dass sie auch bereits bei deren gemeinsamen Vorfahren, den Prochordoniern, vorhanden war, um so mehr als selbst der Eichelwurm sie schon besitzt.

Fünfundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Bildung des menschlichen Darmsystems.

(NB. Die mit † bezeichneten Theile sind Ausstülpungen des Darmrohrs.)

I. Erster Hauptabschnitt des Darmsystems: **Kopfdarm** (*Cephalogaster*) oder **Athmungs-Darm** (Kiemendarm) (*Pneustenteron*). **Pneogaster** Tractus respiratorius).	1. **Mundhöhle** (**Cavum oris**)	Mundöffnung	*Rima oris*	Darmepithelien vom **Exoderm** (Hornblatt) gebildet.
		Lippen	*Labia*	
		Kiefer	*Maxillae*	
		Zähne	*Dentes*	
		Zunge (Theil)	*Lingua*	
		† Speicheldrüsen	*Glandulae salivales*	
		Gaumensegel	*Velum palatinum*	
		Zäpfchen	*Uvula*	
	2. **Nasenhöhle** (**Cavum nasi**)	Nasengänge	*Meatus narium*	
		† Kieferhöhlen	*Sinus maxillares*	
		† Stirnhöhlen	*Sinus frontales*	
		† Siebbeinhöhlen	*Sinus ethmoidales*	
	3. **Schlundhöhle** (**Cavum pharyngis**)	Rachen	*Isthmus faucium*	Darmepithelien vom **Entoderm** gebildet. (Ausgenommen die vom Hornbaltt gebildete Afterhöhle.)
		Mandeln	*Tonsillae*	
		Schlundkopf	*Pharynx*	
		† Ohrtrompete	*Tuba Eustachii*	
		† Paukenhöhle	*Cavum tympani*	
		Zungenbein	*Os hyoides*	
		† Schilddrüse	*Thyreoidea*	
		† Thymusdrüse	*Thymus*	
	4. **Lungenhöhle** (**Cavum pulmonis**)	† Kehlkopf	*Larynx*	
		† Luftröhre	*Trachea*	
		† Lungen	*Pulmones*	
II. Zweiter Hauptabschnitt des Darmsystems: **Rumpfdarm** (*Hepatogaster*) oder **Verdauungs-Darm** (Leberdarm) (*Cholenteron*). **Peptogaster** (Tractus digestivus).	5. **Vorderdarm** (**Prosogaster**)	Speiseröhre	*Oesophagus*	
		Mageneingang	*Cardia*	
		Magen	*Stomachus*	
		Magenausgang	*Pylorus*	
	6. **Mitteldarm** (**Mesogaster**)	Gallendarm	*Duodenum*	
		† Leber	*Hepar*	
		† Bauchspeicheldrüse	*Pancreas*	
		Leerdarm	*Jejunum*	
		Krummdarm	*Ileum*	
		(† Dottersack oder Nabelbläschen)	(*Vesicula umbilicalis*)	
	7. **Hinterdarm** (**Telogaster**)	Dickdarm	*Colon*	
		† Blinddarm	*Coecum*	
		† Wurmanhang des Blinddarms	*Processus vermiformis*	
		Mastdarm	*Rectum*	
		Afteröffnung	*Anus*	
	8. **Harndarm** (**Urogaster**)	(† Urharnsack)	(*Allantois*)	
		† Harnröhre	*Urethra*	
		† Harnblase	*Urocystis*	

(Vergl. S. 262, 345, 521 und Fig. 369—371). Allen übrigen wirbellosen Thieren fehlt diese eigenthümliche Einrichtung völlig.

Die Zahl der Kiemenspalten beträgt beim Amphioxus, wie bei den Ascidien und beim Eichelwurm, anfänglich nur ein Paar, und die Copelaten (Fig. 230) haben zeitlebens nur ein Paar. Später wird bei ersteren die Zahl sehr vermehrt. Bei den Schädelthieren wird sie hingegen wieder vermindert. Die Cyclostomen (Fig. 251, Taf. XI, Fig. 16) besitzen 6—8 Paar, einige Urfische 6—7 Paar, die meisten Fische nur 4—5 Paar Kiemenspalten. Auch beim Embryo des Menschen und der höheren Wirbelthiere überhaupt, wo sie schon sehr frühzeitig auftreten, kommen bloss 3—4 Paar zur Entwickelung. Bei den Fischen bleiben die Kiemenspalten zeitlebens bestehen und lassen das durch den Mund aufgenommene Athemwasser nach aussen treten (Fig. 253—255; Taf. V, Fig. 13 *ks*). Hingegen verlieren sie sich schon theilweise bei den Amphibien und gänzlich bei allen höheren Wirbelthieren. Hier bleibt nur ein einziger Rest der Kiemenspalten bestehen, und zwar der Ueberrest der ersten Kiemenspalte. Dieser gestaltet sich zu einem Theile des Gehörganes; es entsteht daraus der äussere Gehörgang, die Trommelhöhle und die Eustachische Ohrtrompete. Wir haben diese merkwürdigen Bildungen bereits früher betrachtet und wollen nur nochmals die interessante Thatsache hervorheben, dass unser mittleres und äusseres Gehörorgan das letzte Erbstück von der Kiemenspalte eines Fisches ist. Auch die Kiemenbogen, welche die Kiemenspalten trennen, entwickeln sich zu sehr verschiedenartigen Theilen. Bei den Fischen bleiben sie zeitlebens Kiemenbogen, welche die athmenden Kiemenblättchen tragen; ebenso auch noch bei den niedersten Amphibien; bei den höheren Amphibien aber erleiden sie im Laufe der Entwickelung schon mannichfache Verwandlungen, und bei allen drei höheren Wirbelthierklassen, also auch beim Menschen, entstehen aus den Kiemenbogen das Zungenbein und die Gehörknöchelchen. (Vergl. S. 686 und 709, sowie Taf. VI—IX).

Aus dem ersten Kiemenbogen, an dessen Innenfläche in der Mitte die fleischige Zunge hervorwächst, entsteht die Anlage des Kiefergerüstes: Oberkiefer und Unterkiefer, welche die Mundöffnung umgeben und das Gebiss tragen. Den beiden niedersten Wirbelthierklassen, Acraniern und Cyclostomen, fehlen diese wichtigen Theile noch völlig. Sie treten erst bei den ältesten Urfischen auf (Fig. 252—256, S. 541) und haben sich von dieser Stammgruppe der Kiefermäuler auf die höheren Wirbelthiere vererbt. Die ursprüngliche Bildung unseres Mund-Skelets, des Ober-

kiefers und des Unterkiefers, ist also auf die ältesten Fische zurückzuführen, von denen wir sie geerbt haben. Die Bezahnung der Kiefer geht aus der äusseren Hautdecke hervor, welche die Kiefer überkleidet. Denn da die Bildung der ganzen Mundhöhle von dem äusseren Integumente aus erfolgt (Fig. 366), so müssen natürlich auch die Zähne ursprünglich aus demselben entstanden sein. Das lässt sich in der That durch die genaue mikroskopische Untersuchung der Entwickelung und der feinsten Structur-Verhältnisse der Zähne nachweisen. Die Schuppen der Fische, insbesondere der Haifische (Fig. 372), verhalten sieh in dieser Beziehung ganz gleich ihren Zähnen (Fig. 256). Die Knochensubstanz des Zahnes (Dentin) geht aus der Lederhaut hervor; ihr Schmelzüberzug ist ein Secret der Oberhaut, welche jene überkleidet. Dasselbe gilt von den „Hautzähnen" oder Placoidschuppen der Selachier. Ursprünglich war bei diesen Urfischen und ebenso auch noch bei den ältesten Amphibien die ganze Mundhöhle mit solchen Hautzähnen bewaffnet. Später beschränkte sich deren Bildung auf die Kieferränder. Unsere menschlichen Zähne sind also ihrem ältesten Ursprunge nach umgebildete Fischschuppen[188]. Aus dem gleichen Grunde müssen wir die Speicheldrüsen, welche in die Mundhöhle einmünden, eigentlich als Oberhautdrüsen ansehen, denn sie bilden sich nicht gleich den übrigen Darmdrüsen aus dem Drüsenblatte des Darmcanals hervor, sondern aus der äusseren Oberhaut, aus der Hornplatte des äusseren Keimblattes. Selbstverständlich müssen, entsprechend dieser Entwickelungsgeschichte des Mundes, die Speicheldrüsen mit den Schweissdrüsen, Talgdrüsen und Milchdrüsen der Epidermis genetisch in eine Reihe gestellt werden.

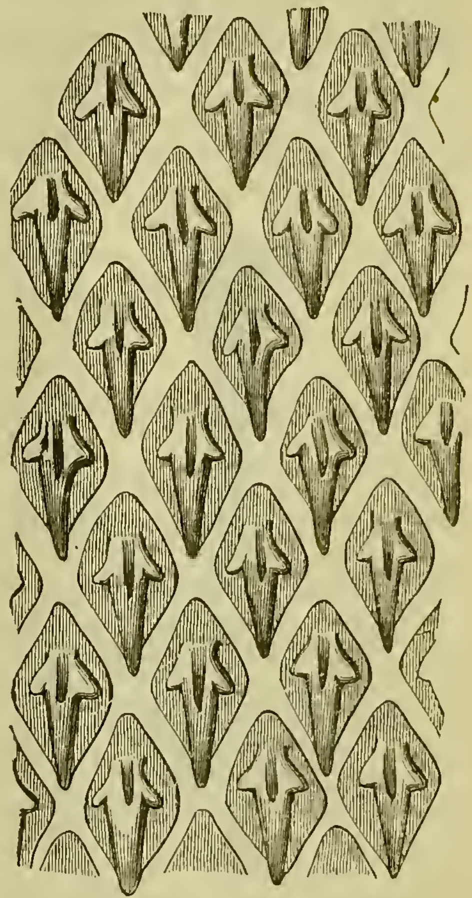


Fig. 372. Schuppen oder Hautzähne eines Haifisches (*Centrophorus calceus*). Auf jedem rautenförmigen, in der Lederhaut liegenden Knochentäfelchen erhebt sich schräg ein dreizackiges Zähnchen. Nach Gegenbaur.

Unser menschlicher Darmcanal ist also in seiner ursprünglichen Anlage so einfach wie der Urdarm der Gastrula. Weiterhin gleicht

er dem Darm der Platoden (Rhabdocoelen), dann demjenigen der Helminthen (Gastrotrichen). Darauf scheidet er sich in zwei Abtheilungen, einen vorderen Kiemendarm und einen hinteren Leberdarm, gleich dem Darmcanal des Balanoglossus, der Ascidie und des Amphioxus. Durch die Ausbildung der Kiefer und der Kiemenbogen geht er in einen wahren Fischdarm über. Später aber geht der Kiemendarm, der eine Reminiscenz an unsere Fisch-Ahnen ist, als solcher fast ganz verloren. Die Theile, welche davon übrig bleiben, verwandeln sich in ganz andere Gebilde.

Trotzdem aber so die vordere Abtheilung unseres Nahrungscanals ihre ursprüngliche Bedeutung als Kiemendarm völlig aufgiebt, behält sie dennoch die physiologische Bedeutung des Athmungs-Darmes bei. Wir werden nämlich jetzt durch die höchst interessante Wahrnehmnng überrascht, dass auch das bleibende Respirationsorgan der höheren Wirbelthiere, nämlich die luftathmende Lunge, sich ebenfalls aus diesem vorderen Abschnitte des Darmcanals entwickelt. Unsere Lunge entsteht sammt der Luftröhre und dem Kehlkopf aus der Bauchwand des Kiemendarms.

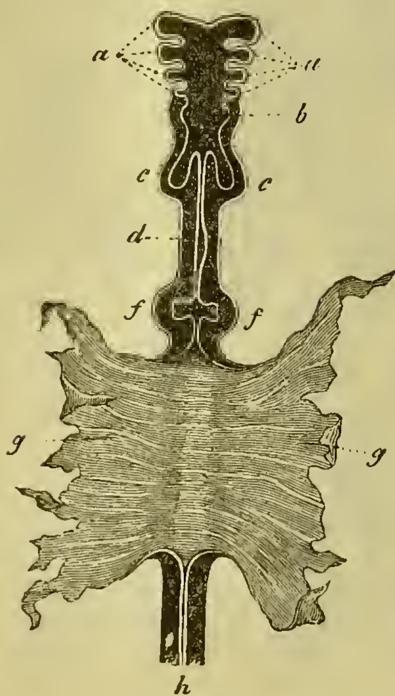


Fig. 373.

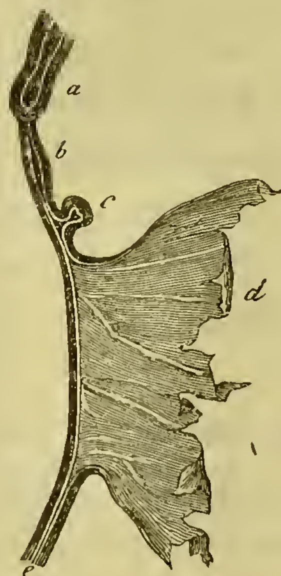


Fig. 374.

Fig. 373. **Darm eines Hunde-Embryo** (der in Fig. 184, S. 369 dargestellt ist, nach BISCHOFF), von der Bauchseite. *a* Kiemenbogen (4 Paar). *b* Schlund- und Kehlkopf-Anlage. *c* Lungen. *d* Magen. *f* Leber. *g* Wände des geöffneten Dottersackes (in den der Mitteldarm mit weiter Oeffnung mündet). *h* Enddarm.

Fig. 374. **Derselbe Darm** von der rechten Seite gesehen. *a* Lungen. *b* Magen. *c* Leber. *d* Dottersack. *e* Enddarm. (Vergl. S. 369).

Dieser ganze grosse Athmungs-Apparat, der beim entwickelten Menschen den grössten Theil der Brusthöhle einnimmt, ist anfänglich Nichts, als ein kleines, paariges Bläschen oder Säckchen, welches unmittelbar hinter den Kiemen aus dem Boden des Kopfdarms hervorwächst (Fig. 374 *c*, 377 *l*; Taf. V, Fig. 13, 15, 16 *lu*). Dieses Bläschen findet sich bei allen Wirbelthieren wieder, mit Ausnahme der beiden untersten Klassen, der Schädellosen und

Rundmäuler. Dasselbe entwickelt sich aber bei den niederen Wirbelthieren nicht zur Lunge, sondern zu einer ansehnlichen, mit Luft gefüllten Blase, die einen grossen Theil der Leibeshöhle einnimmt und eine ganz andere Bedeutung hat. Sie dient hier nicht zur Athmung, sondern zur verticalen Schwimmbewegung, mithin als ein hydrostatischer Apparat: das ist die Schwimmblase der Fische (*Nectocystis*, S. 546). Die Lunge des Menschen und aller luftathmenden Wirbelthiere entwickelt sich aber aus demselben einfachen blasenförmigen Anhange des Kopfdarmes, welcher bei den Fischen zur Schwimmblase wird.

Ursprünglich hat diese Blase gar keine respiratorischen Functionen, sondern dient nur als hydrostatischer Apparat, um das specifische Gewicht des Körpers zu vermehren oder zu vermindern. Die Fische, welche eine entwickelte Schwimmblase besitzen, können dieselbe zusammenpressen und dadurch die darin enthaltene Luft bedeutend verdichten. Die Luft entweicht auch bisweilen aus dem Darmcanal durch einen Luftgang, welcher die Schwimmblase mit dem Schlund verbindet, und wird durch den Mund ausgestossen. Dadurch wird der Umfang der Schwimmblase verkleinert, der Fisch wird schwerer und sinkt unter. Wenn derselbe dagegen wieder in die Höhe steigen will, so wird die Schwimmblase durch Nachlass der Compression ausgedehnt. Bei manchen Quastenfischen ist die Wand der Schwimmblase mit Knochenplatten gepanzert, so bei der triassischen Undina (Fig. 258, S. 545).

Nun fängt schon bei den Lurchfischen oder Dipneusten dieser hydrostatische Apparat an, sich in ein Athmungs-Organ zu verwandeln, und zwar dadurch, dass die in der Wand der Schwimmblase verlaufenden Blutgefässe nicht bloss mehr Luft absondern, sondern auch frische Luft aufnehmen, die durch den Luftgang eingetreten ist. Bei allen Amphibien kommt dieser Process zur Vollendung. Die ursprüngliche Schwimmblase wird hier allgemein zur Lunge, und ihr Luftgang zur Luftröhre. Die Lunge der Amphibien hat sich von diesen auf die drei höheren Wirbelthier-Klassen vererbt. Auch bei den niedersten Amphibien ist die Lunge jederseits noch ein ganz einfacher, durchsichtiger und dünnwandiger Sack, so z. B. bei unseren gewöhnlichen Wasser-Salamandern, den Tritonen. Sie gleicht noch ganz der Schwimmblase der Fische. Allerdings haben die Amphibien bereits zwei Lungen, eine rechte und eine linke. Aber auch bei manchen Fischen (bei alten Ganoiden) ist die Schwimmblase paarig und zerfällt durch einen Einschnitt in eine rechte und linke Hälfte. Anderseits ist die Lunge unpaar bei Ceratodus (Fig. 261).

Beim Embryo des Menschen, wie bei allen anderen Amnioten, entwickelt sich die Lunge aus der hinteren Bauchwand des Kopfdarms. Gleich hinter der unpaaren Anlage der Schilddrüse schnürt sich hier vom Schlunde eine mediane Rinne ab, die Anlage der Luftröhre. Aus ihren hinterem Ende wachsen ein paar Bläschen hervor, die einfachen schlauchförmigen Anlagen der rechten und linken Lunge. Späterhin wachsen beide Bläschen bedeutend, füllen die Brusthöhle grösstentheils aus und nehmen das Herz zwischen sich. Schon bei den Fröschen finden wir, dass sich der einfache Sack durch weitere Ausbildung in einen schwammigen Körper von eigenthümlichem schaumigen Gewebe verwandelt hat. Dieses Lungengewebe entwickelt sich nach Art einer baumförmig verzweigten traubigen Drüse. Die ursprünglich kurze Verbindungsstelle der Lungensäckchen mit dem Kopfdarm dehnt sich zu einem langen, dünnen Rohre aus. Dieses Rohr ist die Luftröhre; sie mündet oben in den Schlund und theilt sich unten in zwei Aeste, die in die beiden Lungen hineinführen. In der Wand der Luftröhre entwickeln sich ringförmige Knorpel, welche dieselbe ausgespannt erhalten. Am oberen Ende derselben, unterhalb ihrer Einmündung in den Schlund, entwickelt sich der Kehlkopf, das Organ der Stimme und Sprache. Der Kehlkopf kommt schon bei den Amphibien auf sehr verschiedenen Stufen der Ausbildung vor, und die vergleichende Anatomie ist im Stande, stufenweise die fortschreitende Entwickelung dieses wichtigen Organes von der ganz einfachen Anlage bei den niederen Amphibien bis zu dem verwickelten und subtilen Stimm-Apparat zu verfolgen, welchen der Kehlkopf bei den Vögeln und Säugethieren darstellt.

So mannichfaltig nun auch diese Organe der Stimme, der Sprache und der Luftathmung bei den verschiedenen höheren Wirbelthieren sich gestalten, so entwickeln sich doch alle aus derselben einfachen ursprünglichen Anlage, aus jener ventralen Rinne im hinteren Bodentheile des Kopfdarms. Demnach entstehen aus diesem „Athmungsdarm“ beiderlei Respirations-Apparate der Wirbelthiere, nämlich erstens der primäre, ältere Wasserathmungs-Apparat, der Kiemenkorb, dessen ursprüngliche Bedeutung bei den drei höheren Wirbelthierklassen völlig verloren geht; und zweitens der secundäre, jüngere Luftathmungs-Apparat, der bei den Fischen nur als Schwimmblase und erst von den Dipneusten aufwärts als Lunge fungirt.

Als ein interessantes rudimentäres Organ des Athmungsdarms müssen wir hier noch die Schilddrüse (*Thyreoidea*) er-

wähnen, jene grosse, vorn vor dem Kehlkopfe sitzende Drüse, welche unterhalb des sogenannten „Adamsapfels“ liegt und besonders beim männlichen Geschlecht oft stark hervortritt. Sie besitzt eine gewisse, noch nicht näher ermittelte Bedeutung für die Ernährung des Körpers, und entsteht beim Embryo durch Abschnürung von der unteren Wand des Schlundes. In manchen Gebirgsgegenden ist die Schilddrüse sehr zu krankhafter Vergrösserung geneigt und bildet dann den vorn am Halse herabhängenden Kropf („Struma“). Viel grösser ist aber ihr phylogenetisches Interesse. Denn wie Wilhelm Müller in Jena gezeigt hat, ist dieses rudimentäre Organ das letzte Ueberbleibsel jener früher von uns betrachteten „Hypobranchial-Rinne“, welche bei den Ascidien und beim Amphioxus

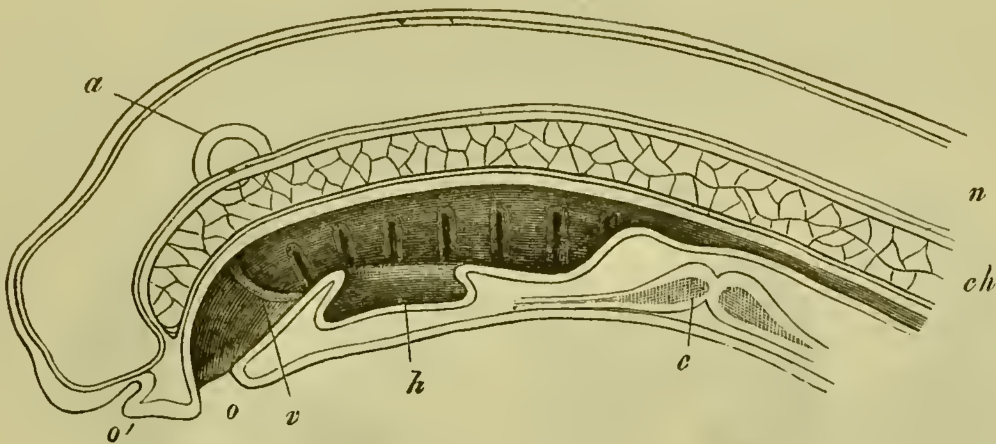


Fig. 375.

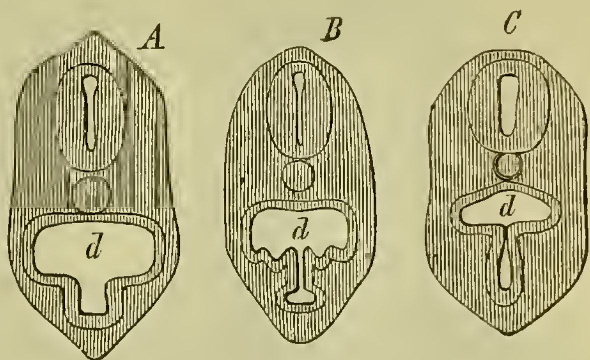


Fig. 376.

Fig. 375. **Median-Schnitt durch den Kopf einer Petromyzon-Larve.** Nach Gegenbaur. *h* Schlundrinne oder Hypobranchialrinne (darüber sind im Schlunde die inneren Oeffnungen der sieben Kiemenspalten sichtbar). *v* Velum. *o* Mund. *c* Herz. *a* Gehörbläschen. *n* Nervenrohr. *ch* Chorda.

Fig. 376. **Querschnitt durch den Kopf einer Petromyzon-Larve.** Nach Gegenbaur. Unterhalb des Schlundes (*d*) ist die Schlundrinne sichtbar, oberhalb Chorda und Nervenrohr. *A*, *B*, *C* Stufen der Abschnürung.

unten in der Mittellinie des Kiemenkorbes verläuft und dem Magen Nahrung zuführt. (Vergl. S. 397 und 521, Fig. 250; sowie Taf. XI, Fig. 14—16 *y*.) Bei den Larven der Cyclostomen zeigt sie anfangs noch das ursprüngliche Verhalten (Fig. 375, 376) [189]).

Nicht minder bedeutende Umbildungen als der erste Hauptabschnitt des Darmrohres, der Kopfdarm oder Kiemendarm (*Cephalogaster*), erleidet innerhalb der Reihe unserer Vertebraten-Ahnen der zweite Hauptabschnitt, der Rumpfdarm oder Leberdarm (*Hepatogaster*). Wenn wir jetzt diesen verdauenden oder digestiven Theil des Darmrohrs in seiner Entwickelung weiter verfolgen, so

finden wir abermals, dass aus einer ursprünglich sehr einfachen Anlage schliesslich sehr verwickelte und mannichfach zusammengesetzte Organe hervorgehen. Der besseren Uebersicht halber können wir den Verdauungsdarm in drei verschiedene Abschnitte theilen: den Vorderdarm (mit Speiseröhre und Magen), den Mitteldarm (Gallendarm mit Leber und Pancreas, Leerdarm und Krummdarm) und den Hinterdarm (Dickdarm und Mastdarm). Auch hier wieder begegnen wir blasenförmigen Ausstülpungen oder Anhängen des ursprünglich einfachen Darmrohres, die in sehr verschiedene Theile sich umbilden. Zwei embryonale Anhänge kennen Sie bereits: den Dottersack, der aus der Mitte des Darmrohres hervorhängt (Fig. 377 *c*), und die Allantois, welche als eine mächtige sackförmige

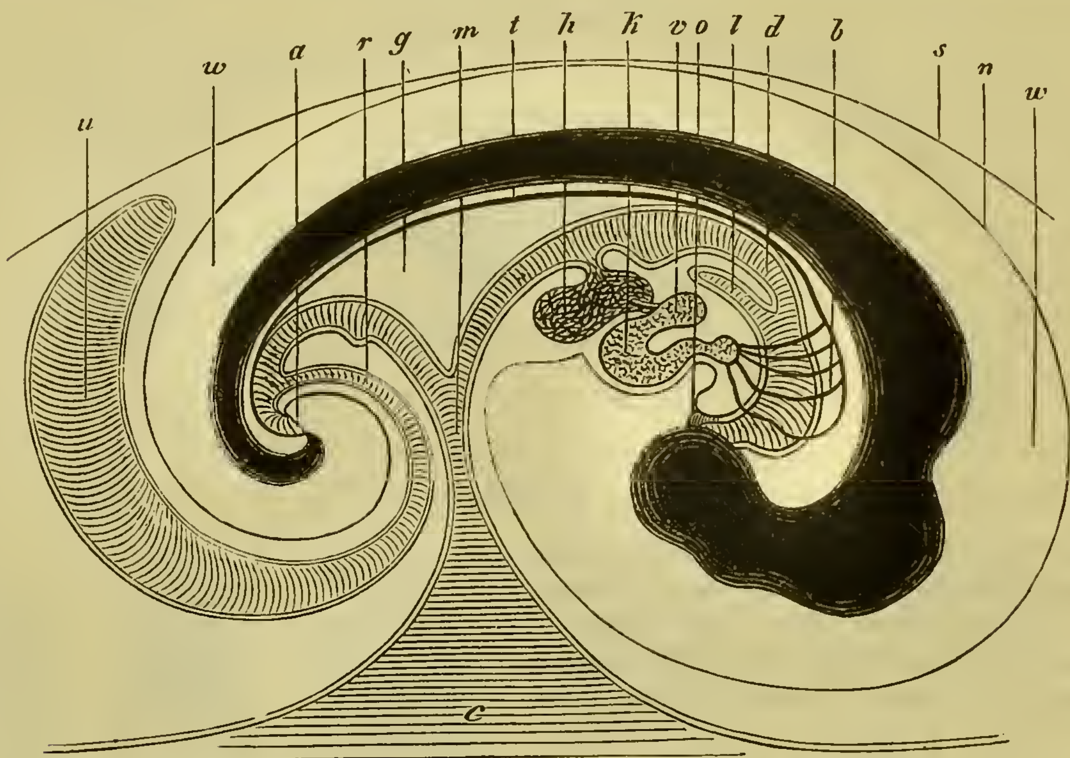


Fig. 377. **Längsschnitt durch den Embryo eines Hühnchens** (vom fünften Tage der Bebrütung). *d* Darm. *o* Mund. *a* After. *l* Lunge. *h* Leber. *g* Gekröse. *v* Herzvorkammer. *k* Herzkammer. *b* Arterienbogen. *t* Aorta. *c* Dottersack. *m* Dottergang. *u* Allantois. *r* Stiel der Allantois. *n* Amnion. *w* Amnionhöhle. *s* Seröse Hülle. Nach Baer.

Ausstülpung aus der hinteren Abtheilung des Beckendarmes hervorwächst (*u*). Als Ausstülpungen aus dem mittleren und wichtigsten Theile des Rumpfdarmes entstehen die beiden grossen Drüsen, welche in das Duodenum einmünden, Leber (*h*) und Bauchspeicheldrüse.

Unmittelbar hinter der bläschenförmigen Anlage der Lungen (Fig. 377 *l*) folgt derjenige Abschnitt des Darmrohrs, welcher den Magen bildet (Fig. 373 *d*, 374 *b*). Dieses sackförmige Organ, in welchem vorzugsweise die Auflösung und Verdauung der Speisen erfolgt, besitzt bei den niederen Wirbelthieren nicht jene hohe

physiologische Bedeutung und jene zusammengesetzte Beschaffenheit, welche es bei den höheren Vertebraten auszeichnet. Bei den Acraniern und Cyclostomen, wie auch bei älteren Fischen, ist ein eigentlicher Magendarm kaum zu unterscheiden und wird nur durch die kurze Uebergangsstrecke vom Kiemendarm zum Gallendarm vertreten. Auch bei anderen Fischen erscheint der Magen nur als eine ganz einfache spindelförmige Erweiterung im Anfang des digestiven Darmabschnittes, der in der Mittelebene des Körpers unterhalb der Wirbelsäule gerade von vorn nach hinten läuft. Bei den Säugethieren ist die erste Anlage auch so einfach, wie sie dort zeitlebens besteht. Allein sehr bald beginnen die verschiedenen Theile des Magensackes sich ungleichmässig zu entwickeln. Indem die linke Seite des spindelförmigen Schlauches viel stärker wächst als die rechte, und indem gleichzeitig eine bedeutende Axendrehung desselben erfolgt, erhält er bald eine schräge Lage. Das obere Ende kommt mehr nach links und das untere mehr nach rechts zu liegen. Das vorderste Ende zieht sich in den längeren und engeren Canal der Speiseröhre aus. Unterhalb der letzteren buchtet sich links der Blindsack des Magens (der Fundus) aus, und so entwickelt sich allmählich die spätere Form (Fig. 365, 378 *e*). Die ursprünglich longitudinale Axe steigt schräg von oben und links nach unten und rechts herab und nähert sich immer mehr der transversalen Richtung. In der äusseren Schicht der Magenwand entwickeln sich aus dem Darmfaserblatte die mächtigen Muskeln, welche die

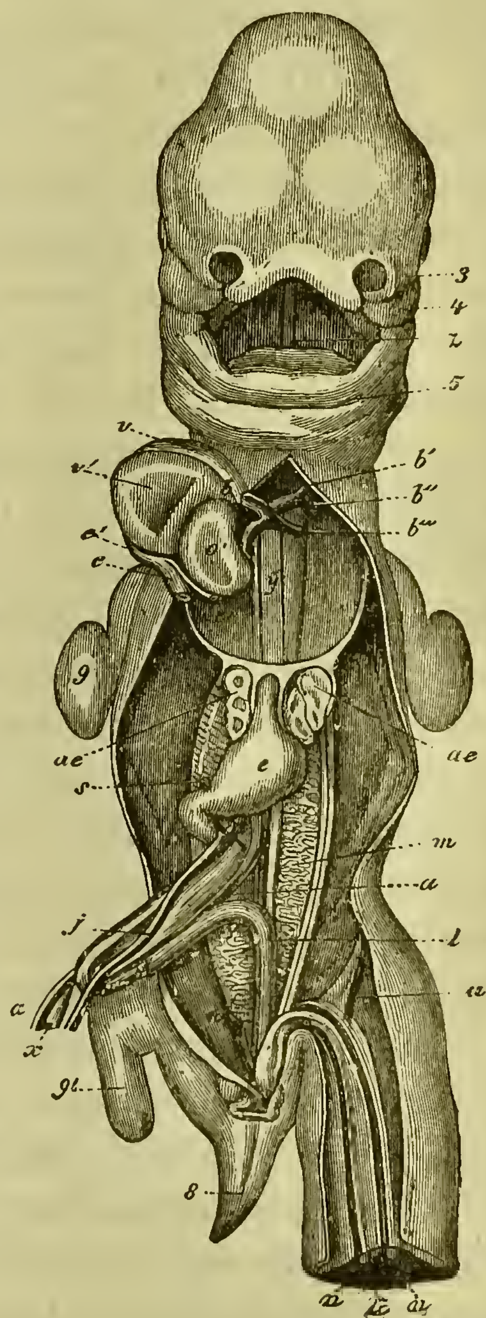


Fig. 378. **Menschlicher Embryo, fünf Wochen alt**, von der Bauchseite, geöffnet (vergrössert). Brustwand, Bauchwand und Leber sind entfernt. 3 Aeusserer Nasenfortsatz. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. *z* Zunge. *v* Rechte, *v'* linke Herzkammer. *o'* Linke Herzvorkammer. *q* Ursprung der Aorta. *b'*, *b''*, *b'''* Erster, zweiter, dritter Aortenbogen. *c*, *c'*, *c''* Hohlvenen. *ae* Lungen (*y* Lungenarterien). *e* Magen. *m* Urnieren. (*j* Linke Dottervene. *s* Pfortader. *a* Rechte Dotterarterie. *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene.) *x* Dottergang. *i* Enddarm. 8 Schwanz. 9 Vorderbeine (Carpomelen). 9' Hinterbeine (Tarsomelen). Nach Coste.

kräftigen Verdauungs-Bewegungen des Magens vermitteln. In der inneren Schicht hingegen bilden sich aus dem Darmdrüsenblatte zahllose kleine Drüsenschläuche, jene „Labdrüsen“, welche den wichtigsten Verdauungssaft, den Magensaft oder Labsaft liefern. Am unteren Ende des Magenschlauchs entsteht der Klappenverschluss, welcher als „Pförtner“ (Pylorus) denselben vom Dünndarm trennt (Fig. 365 *d*).

Unterhalb des Magens entwickelt sich nun die unverhältnissmässig lange Strecke des Mitteldarms oder des eigentlichen Dünndarms. Die Entwickelung dieses Abschnittes ist sehr einfach und beruht im Wesentlichen auf einem sehr raschen und beträchtlichen Längenwachsthum. Ursprünglich ist derselbe sehr kurz, ganz gerade und einfach. Aber gleich hinter dem Magen tritt schon sehr frühzeitig eine hufeisenförmige Krümmung und Schlingenbildung des Darmcanals auf, im Zusammenhang mit der Abschnürung des Darmrohres vom Dottersack und mit der Entwickelung des ersten Gekröses oder des Mesenterium. (Vergl. Taf. V, Fig. 14 *g*, und Fig. 185, S. 370). Wie ein kleiner Nabelbruch tritt aus der Bauchöffnung des Embryo, vor Schliessung der Bauchwand, eine hufeisenförmige Darmschlinge hervor (Fig. 185 *m*), in deren Wölbung der Dottersack oder die Nabelblase einmündet (*n*). Die zarte, dünne Haut, welche diese Darmschlinge an der Bauchseite der Wirbelsäule befestigt und die innere Krümmung der hufeisenförmigen Windung ausfüllt, ist die erste Anlage des Gekröses (Fig. 377 *g*). Die am weitesten vorspringende Stelle der Schlinge, in welche der Dottersack einmündet (Fig. 378 *x*), und die sich später durch den Darmnabel verschliesst, entspricht dem Theile des späteren Dünndarms, den man Krummdarm (Ileum) nennt. Schon frühzeitig macht sich ein sehr bedeutendes Wachsthum des Dünndarms bemerkbar; derselbe wird dadurch genöthigt, sich in viele Schlingen zusammenzulegen. In sehr einfacher Weise differenziren sich später die einzelnen Abschnitte, welche hier noch zu unterscheiden sind: der dem Magen zunächst liegende Gallendarm (Duodenum), der lange darauf folgende Leerdarm (Jejunum) und der letzte Abschnitt des Dünndarms, der Krummdarm (Ileum).

Aus dem Gallendarm oder Duodenum wachsen als Ausstülpungen die beiden grossen Drüsen hervor, welche wir vorhin nannten: die Leber und die Bauchspeicheldrüse. Die Leber erscheint zuerst in Form von zwei kleinen Säckchen, welche rechts und links gleich hinter dem Magen hervortreten (Fig. 373 *f*, 374 *c*). Bei vielen niederen Wirbelthieren bleiben anfänglich beide Lebern lange Zeit

(bei den Myxinoiden sogar zeitlebens) ganz getrennt oder verwachsen nur unvollständig. Bei den höheren Wirbelthieren hingegen verwachsen bald beide Lebern mehr oder weniger vollständig zu einem unpaaren grossen Organ. Das Darmdrüsenblatt, welches die hohlen schlauchförmigen Anlagen der Leber auskleidet, treibt eine Masse von verästelten Sprossen in das umhüllende Darmfaserblatt hinein. Indem diese soliden Sprossen (Reihen von Drüsenzellen) sich weiter noch vielfach verzweigen, und indem ihre Zweige sich verbinden, entsteht das eigenthümliche netzförmige Gefüge der ausgebildeten Leber. Die Leberzellen, als die secernirenden Organe, welche die Galle bilden, sind alle aus dem Darmdrüsenblatte hervorgegangen. Die bindegewebige Fasermasse hingegen, welche dieses gewaltige Zellennetz zu einem grossen compacten Organe verbindet und das Ganze umhüllt, entsteht aus dem Darmfaserblatte. Von diesem letzteren stammen auch die mächtigen Blutgefässe, welche die ganze Leber durchziehen, und deren zahllose, netzförmig verbundene Aeste sich mit dem Netzwerk der Leberzellen-Balken durchflechten. Die Gallen-Canäle, welche die ganze Leber durchziehen und die Galle sammeln und in den Darm abführen, entstehen als Intercellular-Gänge in der Axe der soliden Zellenstränge. Sie münden sämmtlich in die beiden primitiven Hauptgallengänge ein, welche aus der Basis der beiden ursprünglichen Darmausstülpungen entstehen. Beim Menschen und vielen anderen Wirbelthieren vereinigen sich

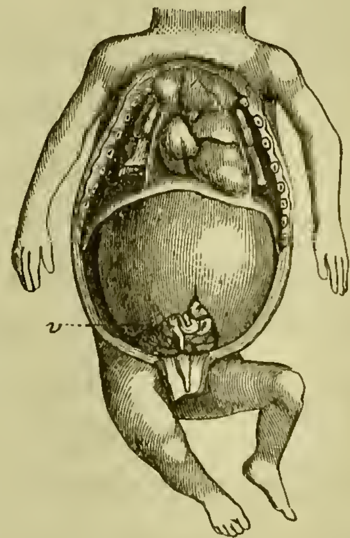


Fig. 379. **Brust- und Bauch-Eingeweide** eines menschlichen Embryo von zwölf Wochen, in natürlicher Grösse, nach Kölliker. Der Kopf ist weggelassen. Brustwand und Bauchwand sind fortgenommen. Der grösste Theil der Bauchhöhle wird von der Leber erfüllt, aus deren mittlerem Einschnitt der Blinddarm (*v*) mit dem Wurmfortsatz hervorragt. Oberhalb des Zwerchfells ist in der Mitte das kegelförmige Herz, rechts und links davon die kleinen Lungen sichtbar.

die letzteren später zu einem einfachen Gallengang, der an der inneren Seite in den absteigenden Theil des Gallendarms einmündet. Die Gallenblase entsteht als eine hohle Ausstülpung aus dem rechten ursprünglichen Lebergange. Das Wachsthum der Leber ist anfangs äusserst lebhaft. Beim menschlichen Embryo erreicht dieselbe schon im zweiten Monate der Entwickelung einen so bedeutenden Umfang, dass sie im dritten Monate den bei weitem grössten Theil

der Leibeshöhle ausfüllt (Fig. 379). Anfänglich sind beide Hälften gleich stark entwickelt; später bleibt die linke bedeutend hinter der rechten zurück. In Folge der unsymmetrischen Entwickelung und Drehung des Magens und anderer Bauch-Eingeweide wird nachher die ganze Leber auf die rechte Seite hinübergedrängt. Obgleich das Wachsthum der Leber später nicht mehr so unverhältnissmässig, so ist sie doch auch am Ende der Schwangerschaft beim Embryo relativ viel grösser als beim Erwachsenen. Ihr Gewicht verhält sich zu dem des ganzen Körpers bei letzterem = 1 : 36, bei ersterem = 1 : 18. Ihre physiologische Bedeutung während des embryonalen Lebens ist demgemäss sehr gross und besteht vorzüglich in ihrem Antheil an der Blutbildung, weniger in der Gallenabsonderung.

Unmittelbar hinter der Leber wächst aus dem Gallendarm eine zweite grosse Darmdrüse hervor, die Bauchspeicheldrüse oder das Pancreas. Sie fehlt noch den beiden niedersten Wirbelthier-Klassen und tritt erst bei den Fischen auf. Auch dieses Organ entsteht als eine hohle, sackförmige Ausstülpung der Darmwand. Das Darmdrüsenblatt derselben treibt solide verästelte Sprossen, welche nachträglich hohl werden. Ganz ähnlich wie die Speicheldrüsen der Mundhöhle, entwickelt sich so auch die Bauchspeicheldrüse zu einer grossen und sehr zusammengesetzten traubenförmigen Drüse. Der Ausführgang derselben, welcher den Bauchspeichel in den Gallendarm leitet (*Ductus pancreaticus*), scheint ursprünglich einfach und unpaar zu sein. Später ist er oft doppelt.

Der letzte Abschnitt des Darmrohres, der Enddarm oder Dickdarm (*Telogaster*) ist anfangs beim Embryo der Säugethiere ein ganz einfaches, kurzes und gerades Rohr, welches hinten durch den After mündet. Bei den niederen Wirbelthieren bleibt er so zeitlebens. Bei den Säugethieren hingegen wächst er beträchtlich, legt sich in Windungen zusammen und sondert sich in verschiedene Abschnitte, von denen der vordere längere als Grimmdarm (*Colon*), der hintere kürzere als Mastdarm (*Rectum*) bezeichnet wird. Am Anfange des ersteren bildet sich eine Klappe (*Valvula Bauhini*), welche den Dickdarm vom Dünndarm trennt. Gleich dahinter entsteht eine taschenförmige Ausstülpung, welche sich zum Blinddarm (*Coecum*) erweitert (Fig. 379 *v*). Bei den pflanzenfressenden Säugethieren wird dieser sehr gross, während er bei den fleischfressenden sehr klein bleibt oder ganz verkümmert. Beim Menschen, wie bei den meisten Affen, wird bloss das Anfangsstück des Blinddarms weit; das blinde Endstück bleibt sehr eng und er-

scheint später bloss als ein unnützer Anhang des ersteren. Dieser „wurmförmige Anhang" (*Appendix vermiformis*) ist als rudimentäres Organ für die Dysteleologie von Interesse. Seine einzige Bedeutung für den Menschen besteht darin, dass bisweilen ein Rosinenkern oder ein anderes hartes und unverdauliches Speisetheilchen in seiner engen Höhle stecken bleibt und durch Entzündung und Vereiterung desselben den Tod sonst ganz gesunder Menschen herbeiführt. Bei unseren pflanzenfressenden Vorfahren war dieses rudimentäre Organ grösser und besass physiologischen Werth.

Als eine wichtige Anhangsbildung des Darmrohres ist schliesslich die Harnblase und Harnröhre zu erwähnen, welche ihrer Entwickelung und also auch ihrem morphologischen Werthe nach zum Darm-System gehören. Diese Harnorgane, welche als Behälter und Ausflussröhren für den von den Nieren abgeschiedenen Harn dienen, entstehen aus dem innersten Theile des Allantois-Stieles. Die Allantois wächst als eine sackförmige Ausbuchtung aus der Vorderwand des letzten Darmabschnittes hervor (Fig. 377 *u*). Bei den Dipneusten und Amphibien, wo dieser Blindsack zuerst auftritt, bleibt er innerhalb der Leibeshöhle und fungirt ganz als als Harnblase. Bei den sämmtlichen Amnioten hingegen wächst er weit aus der Leibeshöhle des Embryo hervor und bildet den grossen embryonalen „Urharnsack", aus dem bei den höheren Säugethieren die Placenta entsteht. Bei der Geburt geht diese verloren. Aber der lange Stiel der Allantois (*r*) bleibt bestehen und bildet mit seinem oberen Theile das mittlere Harnblasen-Nabelband (*Ligamentum vesico-umbilicale medium*), ein rudimentäres Organ, welches als solider Strang vom Harnblasen-Scheitel zum Nabel hinaufgeht. Der unterste Theil des Allantois-Stieles (oder des „*Urachus*") bleibt hohl und bildet die Harnblase. Anfangs mündet diese beim Menschen wie bei den niederen Wirbelthieren noch in den letzten Abschnitt des Hinterdarms ein, und es ist also eine wirkliche „Kloake" vorhanden, welche Harn und Excremente zugleich aufnimmt. Diese Kloake bleibt aber unter den Säugethieren nur bei den Kloakenthieren oder Monotremen zeitlebens bestehen, wie bei allen Vögeln, Reptilien und Amphibien. Bei den sämmtlichen übrigen Säugethieren (Beutelthieren und Placentalthieren) bildet sich später eine quere Scheidewand aus, welche die vorn gelegene „Harngeschlechtsöffnung" von der dahinter gelegenen Afteröffnung trennt. (Vergl. S. 367, 388 und den XXIX. Vortrag.)

Sechsundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte des menschlichen Darmsystems.

I. Erste Periode: **Gastraeaden-Darm.**

Das ganze Darmsystem ist ein einfacher Urdarm mit Urmund.

II. Zweite Periode: **Rhabdocoelen-Darm.**

Der Urmund bildet durch Einstülpung einen muskulösen Schlund.

III. Dritte Periode: **Helminthen-Darm.**

Das blinde Ende des Darms erhält eine zweite Oeffnung: After.

IV. Vierte Periode: **Enteropneusten-Darm.**

Das Darmrohr sondert sich in zwei Hauptabschnitte: vorn Athmungsdarm (Kiemendarm); hinten Verdauungsdarm (Leberdarm).

V. Fünfte Periode: **Prochordonier-Darm.**

Die Bauchfurche des Kiemendarms wird zur Hypobranchial-Rinne.

VI. Sechste Periode: **Acranier-Darm.**

Zwischen den Kiemenspalten treten Kiemenleisten auf.

VII. Siebente Periode: **Cyclostomen-Darm.**

Aus der Hypobranchial-Rinne entwickelt sich die Schilddrüse (Thyreoidea). Der Leber-Blindsack wird zur compacten Leberdrüse.

VIII. Achte Periode: **Selachier-Darm.**

Zwischen den Kiemenspalten treten knorpelige Kiemenbogen auf; die vordersten derselben bilden die Lippenknorpel und das Kiefergerüste. Neben der Leber erscheint die Bauchspeicheldrüse.

IX. Neunte Periode: **Ganoiden-Darm.**

Die Septen zwischen den getrennten Kiementaschen verschwinden. Aus dem Schlunde wächst die Schwimmblase hervor.

X. Zehnte Periode: **Dipneusten-Darm.**

Die Schwimmblase verwandelt sich in die Lunge, ihr Luftgang in die Luftröhre. Mundhöhle und Nasengruben verbinden sich.

XI. Elfte Periode: **Amphibien-Darm.**

Die Kiemenspalten verwachsen. Die Kiemen gehen verloren. Aus dem oberen Ende der Luftröhre entsteht der Kehlkopf. Aus dem Hinterdarm wächst die Harnblase hervor.

XII. Zwölfte Periode: **Reptilien-Darm.**

Die Kiemen sind ganz verschwunden. Die Athmung geschieht nur durch die Lunge. Durch das horizontale Gaumendach wird die primitive Mundnasenhöhle in untere Mundhöhle und obere Nasenhöhle geschieden. Aus der Harnblase entsteht die Allantois.

XIII. Dreizehnte Periode: **Monotremen-Darm.**

Die Zunge verwandelt sich; aus dem hintersten Theile der Unterzunge entsteht eine neue Zunge. Drei Paar Speicheldrüsen erscheinen.

XIV. Vierzehnte Periode: **Marsupialien-Darm.**

Die bisher bestehende Kloake zerfällt durch eine Scheidewand in vordere Harngeschlechts-Höhle und hinteren Mastdarm mit After.

XV. Fünfzehnte Periode: **Catarhinen-Darm.**

Alle Theile des Darmsystems, insbesondere das Gebiss, erlangen die Ausbildung, welche der Mensch mit den catarhinen Affen theilt.

Achtundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unseres Gefäss-Systems.

„Die morphologische Vergleichung der vollendeten Zustände muss naturgemäss der Erforschung der frühesten Zustände vorausgehen. Nur dadurch erhält die Erforschung der Entwickelungsgeschichte eine bestimmte Orientirung; es wird ihr gleichsam das vorausschauende Auge gegeben, durch welches sie jeden Schritt des Bildungsganges in Beziehung setzen kann zu dem letzten, der erreicht werden soll. Die unvorbereitete Handhabung der Entwickelungsgeschichte tappt allzuleicht im Blinden und führt nicht selten zu den kläglichsten Resultaten, welche weit hinter dem zurückbleiben, was schon vor aller entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung unzweifelhaft festgestellt werden konnte."

Alexander Braun (1872).

Blut, Chylus und Lymphe. Rhodocyten, Merocyten und Leucocyten. Parablasten-Theorie und Mesenchym-Theorie. Polyphyletische Entstehung der Lymphoide und Connective. Stufenweise Entwickelung der Gefässe und des Herzens. Pericardium. Abschnürung des Kopfcoeloms. Zwerchfell, Diaphragma.

Inhalt des achtundzwanzigsten Vortrages.

Zusammensetzung und Bedeutung des Gefässsystems. Rothes und weisses Blut. Rhodocyten und Leucocyten. Ursprung derselben aus dem Entoderm und Mesoderm. Gefässblatt. Erste Entstehung der Gefässe. Fressende Dotterzellen: Merocyten. Ihre Pseudopodien. Ihr Ursprung. Parablasten-Theorie und Mesenchym-Theorie. Histologische Aehnlichkeit und genetische Selbstständigkeit der beiden Mesenchym-Gruppen: Lymphoide und Connective. Secundäre und polyphyletische Entstehung beider Gruppen von Mesenchymal-Organen. Aeussere Mesenchym-Hülle der Tunicaten. Mangel der Blutgefässe bei den niederen Thieren. Stufenweise Ausbildung des Gefässsystems. Blutgefässe der Nemertinen und Anneliden. Kiemengefässe des Balanoglossus. Herz der Tunicaten. Rückbildung des Herzens beim Amphioxus. Fortbildung des Gefässsystems bei den Cyclostomen und Fischen. Theilung des grossen und kleinen Kreislaufs bei den höheren Wirbelthieren. Entstehung und Verwandlung des Herzens in der aufsteigenden Reihe der Wirbelthiere. Herzgekröse (Mesocardium). Kopfcoelom oder Halshöhle (Cardiocoel). Abschnürung des Herzbeutels von den Pleurahöhlen. Zwerchfell (Diaphragma). Wanderung von Herz und Herzbeutel aus dem Kopf in den Rumpf. Paarige Herzanlage der Amnioten cenogenetisch.

Litteratur:

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1881. *I. Epithel und Mesenchym. II. Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle. (II. Theil der Coelom-Theorie.)*

Albert Kölliker, 1884. *Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe.*

Ernst Haeckel, 1884. *Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie.*

Julius Kollmann, 1885. *Gemeinsame Entwickelungsbahnen der Wirbelthiere.*

Johannes Rückert, 1885—1888. *Zur Keimblattbildung und Blutbildung bei Selachiern.*

Carl Rabl, 1888. *Ueber die Differenzirung des Mesoderms. (Anatom. Anzeiger.)*

H. E. Ziegler, 1888. *Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere. — Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe.*

Otto Bütschli, 1883. *Ueber die phylogenetische Herleitung des Blutgefäss-Apparates. (Morphol. Jahrb., VIII. Bd.)*

Wilhelm Müller, 1865. *Ueber den feineren Bau der Milz.*

F. Maurer, 1888. *Die Kiemengefässe der Amphibien. (Morphol. Jahrb., XIV. Bd.)*

— 1890. *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen. (Morphol. Jahrb. XVI. Bd.)*

Heinrich Rathke, 1830—1843. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Venen und Arterien.*

E. V. Boas, 1881—1883. *Beiträge zur Angiologie der Vertebraten (Herz und Gefässe der Anamnien).*

F. Hochstetter, 1888. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems. (Morphol. Jahrb., XIII. Bd.)*

A. Sabatier, 1873. *Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des vertébrés.*

G. Born, 1889. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugethier-Herzens.*

Carl Rabl, 1887. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. (Morphol. Jahrb., XII. Bd.)*

XXVIII.

Meine Herren!

Die Anwendung, welche wir bisher in der Organogenie von unserem biogenetischen Grundgesetze gemacht haben, wird Ihnen eine Vorstellung davon gegeben haben, bis zu welchem Maasse wir uns seiner Führung bei Erforschung der Stammesgeschichte überlassen können. Dieses Maass ist bei den verschiedenen Organ-Systemen sehr verschieden; und das liegt daran, dass die Erblichkeit einerseits, die Veränderlichkeit anderseits bei den verschiedenen Organen sich sehr verschieden verhält. Während einige Körpertheile die ursprüngliche palingenetische, von den uralten Thier-Ahnen ererbte Entwickelungsweise getreu durch Vererbung conserviren und an der ererbten Keimesgeschichte zähe festhalten, zeigen andere Körpertheile umgekehrt eine sehr geringe Neigung zu strenger Vererbung, und sind vielmehr fähig, durch Anpassung neue, cenogenetische Entwickelungsbahnen anzunehmen und die ursprüngliche Ontogenese abzuändern. Jene ersteren Organe stellen in dem vielzelligen Staatskörper des menschlichen Organismus das beharrliche oder conservative, diese letzteren hingegen das veränderliche oder progressive Entwickelungs-Element dar. Aus der Wechselwirkung beider Richtungen ergiebt sich der Gang der historischen Entwickelung.

Nur bei den conservativen Organen, bei denen im Laufe der Stammesentwickelung die Vererbung das Uebergewicht über die Anpassung beibehält, können wir die Ontogenie unmittelbar auf die Phylogenie anwenden und aus der palingenetischen Umbildung der Keimformen auf die uralte Verwandlung der Stammformen zurückschliessen. Bei den progressiven Organen hingegen, bei denen die Anpassung das Uebergewicht über die Vererbung erhalten hat, ist meistens der ursprüngliche Entwickelungsgang im Laufe der Zeit so abgeändert, gefälscht und abgekürzt worden, dass wir durch die cenogenetischen Erscheinungen der

Keimesgeschichte nur sehr wenig Sicheres über die Stammesgeschichte derselben erfahren. Hier muss uns dann die vergleichende Anatomie zu Hülfe kommen, die oft viel wichtigere und zuverlässigere Aufschlüsse über die Phylogenie ertheilt, als die Ontogenie vermag. Sie ersehen daraus, wie wichtig es für die richtige und kritische Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes ist, stets beide Seiten desselben im Auge zu behalten. Die erste Hälfte dieses fundamentalen Entwickelungsgesetzes öffnet uns die Bahn der Phylogenie, indem sie uns lehrt, aus dem Gange der Keimesgeschichte denjenigen der Stammesgeschichte annähernd zu erkennen: die Keimform wiederholt durch Vererbung die entsprechende Stammform (*Palingenesis*). Die andere Hälfte desselben schränkt aber diesen leitenden Grundsatz ein und macht uns auf die Vorsicht aufmerksam, mit welcher wir denselben anwenden müssen; sie zeigt uns, dass die ursprüngliche Wiederholung der Phylogenese durch die Ontogenese im Laufe vieler Millionen Jahre vielfach abgeändert, gefälscht und abgekürzt worden ist: die Keimform hat sich durch Anpassung von der entsprechenden Stammform entfernt (*Cenogenesis*). Je weiter diese Entfernung gegangen ist, desto mehr sind wir genöthigt, für die Erforschung der Phylogenie die Hülfe der vergleichenden Anatomie in Anspruch zu nehmen.

Bei keinem Organ-System des menschlichen Körpers ist dies vielleicht in höherem Maasse der Fall, als bei demjenigen, auf dessen schwierige Entwickelungsgeschichte wir jetzt zunächst einen Blick werfen wollen: beim Gefäss-System (*Vasculat* oder Circulations-Apparat). Wenn man allein aus denjenigen Erscheinungen, welche uns die individuelle Entwickelung dieses Organ-Systems beim Embryo des Menschen und anderer höherer Wirbelthiere darbietet, auf die ursprünglichen Bildungs-Verhältnisse bei unseren älteren thierischen Vorfahren schliessen wollte, so würde man zu gänzlich verfehlten Anschauungen gelangen. Durch eine Menge von einflussreichen embryonalen Anpassungen, unter denen die Ausbildung eines umfangreichen Nahrungsdotters als wichtigste betrachtet werden muss, ist der ursprüngliche Entwickelungsgang des Gefäss-Systems bei den höheren Wirbelthieren dergestalt abgeändert, gefälscht und abgekürzt worden, dass von vielen der wichtigsten phylogenetischen Verhältnisse hier Wenig oder Nichts mehr in der Keimesgeschichte erhalten ist. Wir würden vor der Erklärung der letzteren hülflos und rathlos dastehen, wenn uns nicht die vergleichende Anatomie und Ontogenie zu Hülfe kämen und

in der klarsten Weise den richtigen Weg zur wahren Stammesgeschichte zeigten.

Das Gefäss-System stellt beim Menschen, wie bei allen Schädelthieren, einen verwickelten Apparat von Hohlräumen dar, die mit Säften oder zellenhaltigen Flüssigkeiten erfüllt sind. Diese „Gefässe" spielen eine wichtige Rolle bei der Ernährung des Körpers. Theils führen sie die ernährende rothe Blutflüssigkeit in den verschiedenen Körpertheilen umher (Blutgefässe); theils nehmen sie den weissen, durch die Verdauung gewonnenenen Milchsaft (Chylus) aus der Darmwand auf (Chylusgefässe); theils sammeln sie die verbrauchten Säfte und führen sie aus den Geweben fort (Lymphgefässe). Mit diesen letzteren stehen auch die grossen „serösen Höhlen" des Körpers in Zusammenhang, vor allen die Leibeshöhle oder das Coelom. Die Lymphgefässe führen sowohl die farblose Lymphe als den weissen Chylus in den venösen Theil der Blutbahn hinüber. Als Bewegungs-Centrum für den regelmässigen Umlauf der Säfte fungirt das Herz, ein starker Muskelschlauch, der sich regelmässig pulsirend zusammenzieht und gleich einem Pumpwerk mit Klappen-Ventilen ausgestattet ist. Durch diesen beständigen und regelmässigen Kreislauf des Blutes wird allein der complicirte Stoffwechsel der höheren Thiere ermöglicht.

So gross nun auch die Bedeutung des Gefäss-Systems für den höher entwickelten, voluminösen und stark differenzirten Thierkörper ist, so stellt dasselbe doch keineswegs einen so unentbehrlichen Apparat für das Thierleben dar, wie gewöhnlich angenommen wird. Die ältere Medicin betrachtete das Blut als die eigentliche Lebensquelle, und die „Humoral-Pathologie" leitete die meisten Krankheiten von „verdorbener Blutmischung" ab. Ebenso spielt in den heute noch herrschenden dunkeln Vorstellungen von der Vererbung das Blut die erste Rolle. Wie man allgemein von Vollblut, Halbblut u. s. w. spricht, so ist auch die Meinung allgemein verbreitet, dass die erbliche Uebertragung bestimmter morphologischer und physiologischer Eigenthümlichkeiten von den Eltern auf die Kinder „im Blute liegt". Dass diese üblichen Vorstellungen vollkommen falsch sind, können Sie schon daraus ermessen, dass weder bei dem Zeugungs-Acte das Blut der Eltern auf den erzeugten Keim unmittelbar übertragen wird, noch auch der Embryo frühzeitig in den Besitz des Blutes gelangt. Sie wissen bereits, dass nicht allein die Sonderung der vier secundären Keimblätter, sondern auch die Anlage der wichtigsten Organe beim Embryo aller Wirbelthiere bereits stattgefunden hat, ehe die erste Anlage des Gefäss-

Systems, des Herzens und des Blutes erfolgt. Dieser ontogenetischen Thatsache entsprechend, müssen wir das Gefäss-System von phylogenetischem Gesichtspunkte aus zu den jüngsten, wie umgekehrt das Darmsystem zu den ältesten Einrichtungen des Thierkörpers rechnen. Jedenfalls ist das Gefäss-System erst viel später als das Darm-System entstanden.

Wenn man die beiden Theile des biogenetischen Grundgesetzes richtig würdigt, so kann man aus der ontogenetischen Reihenfolge, in welcher die verschiedenen Organe des Thierkörpers beim Embryo nach einander auftreten, einen annähernden Schluss auf die phylogenetische Reihenfolge ziehen, in welcher dieselben Organe in der Ahnenreihe der Thiere stufenweise nach einander sich entwickelt haben. Ich habe in meiner Gastraea-Theorie einen ersten Versuch gemacht, in dieser Weise „die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Succession der Organ-Systeme“ festzustellen. Jedoch ist zu bemerken, dass diese Succession bei den höheren Thierstämmen nicht überall dieselbe ist. Beim Stamme der Wirbelthiere, und also auch bei unserer eigenen Ahnenreihe, wird sich die Altersfolge der Organ-Systeme wohl ziemlich sicher folgendermaassen gestalten: I. Hautsystem (*A*) und Darmsystem (*B*). II. Geschlechtssystem (*C*). III. Nervensystem (*D*) und Muskelsystem (*E*). IV. Nierensystem (*F*). V. Gefässsystem (*G*). VI. Skeletsystem (*H*).

In gleicher Weise gestatten auch die verschiedenen Gewebe unseres Körpers eine Unterscheidung ihres phylogenetischen Alters, entsprechend der Reihenfolge ihrer Sonderung im Embryon. Zuerst erscheinen nur Epithelien oder einfache Zellenschichten: das Blastoderm und die beiden aus ihm durch Gastrulation hervorgehenden primären Keimblätter. Auch die beiden Mittelblätter, aus denen später die verschiedensten Gewebe entstehen, sind anfangs (als Wände der Coelomtaschen) einfache Epithelien. Diesen uralten primären Geweben stehen alle übrigen Gewebe als jüngere, secundäre gegenüber, als Apothelien. Unter diesen können wir wieder zwei Gruppen unterscheiden, das Neuromuskel-Gewebe (Nerven und Muskeln) und das Mesenchym-Gewebe (Connective und Lymphoide). Beim Amphioxus, der uns auch in dieser Beziehung die wichtigsten phylogenetischen Fingerzeige giebt, behalten auch die Apothelien ihren ursprünglichen epithelialen Charakter noch lange Zeit; das Mesenchym (Blut- und Bindegewebe) gelangt hier zu keiner bedeutenden Entwickelung. Die Classification der Gewebe, welche sich von diesen Gesichtspunkten aus ergiebt, habe ich in meiner Schrift über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe“ (1884) weiter ausgeführt.

„Blut ist ein ganz besondrer Saft.“ Die bedeutungsvolle Ernährungsflüssigkeit, welche als Blut und Lymphe in den verwickelten Canal-Bahnen unsers Gefäss-Systems circulirt, ist keine einfache klare Flüssigkeit, sondern ein chemisch sehr zusammengesetzter Saft, in welchem Milliarden von schwimmenden Zellen leben. Diese „Blutzellen“ sind für die zusammengesetzten Lebensthätigkeiten des höheren Thierkörpers von ebenso hervorragender Wichtigkeit, wie die circulirenden Geldmünzen für die verwickelten Verkehrs-Verhältnisse eines hoch ausgebildeten Culturstaates. Wie die Staatsbürger des letzteren ihre Ernährungs-Bedürfnisse am bequemsten mittelst der circulirenden Geldmünzen decken, so erhalten auch die verschiedenen Gewebe-Zellen, welche als mikroskopische Staatsbürger unseren vielzelligen menschlichen Körper zusammensetzen, ihre Nahrung in der passendsten Weise durch die circulirenden Zellen des Blutes zugeführt. Diese „Blutzellen“ (*Haemocyten*) sind beim Menschen wie bei allen anderen Schädelthieren von zweierlei Art: rothe Blutzellen oder Rothzellen (*Rhodocyten*) und farblose Blutzellen oder Lymphzellen (*Leucocyten*). Die rothe Farbe unseres Blutes wird durch massenhafte Anhäufung der ersteren bewirkt, während die letzteren in viel geringerer Zahl zwischen jenen circuliren. Wenn die Zahl der letzteren auf Kosten der ersteren zunimmt, tritt Bleichsucht ein (Chlorose, Leukaemie).

Die Lymphzellen (*Leucocyten*), die sogenannten „weissen Blutzellen“ oder farblosen Blutkörperchen, sind phylogenetisch älter und im Thierreiche viel allgemeiner verbreitet, als die Rothzellen. Die grosse Mehrzahl der wirbellosen Thiere, welche ein selbstständiges „Gefässsystem“ oder einen ernährenden „Circulations-Apparat“ sich erworben hat, führt in der circulirenden Blutflüssigkeit nur farblose Lymphzellen. Eine Ausnahme bilden die Nemertinen (Fig. 388), und einige Gruppen von Anneliden. Wenn wir das farblose Blut unseres Flusskrebses oder einer Schnecke (Fig. 380)

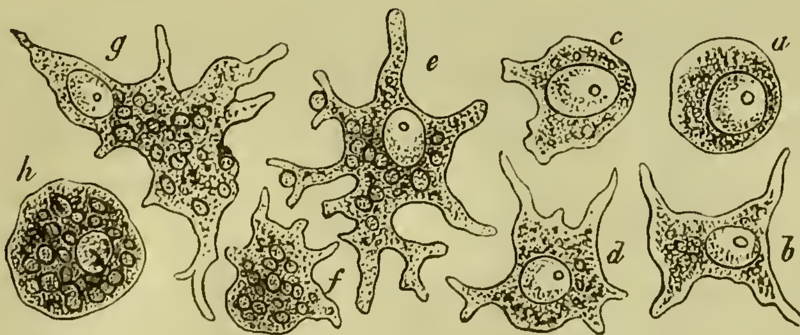


Fig. 380. Fressende Lymphzellen aus dem Blute einer Seeschnecke (*Thetis*). (Vergl. S. 127.) Jede einzelne farblose Blutzelle kann nach einander die acht verschiedenen, in Fig. *a*—*h* dargestellten Formen annehmen.

unter dem Mikroskope bei starker Vergrösserung untersuchen, so gewahren wir in jedem Tropfen zahlreiche bewegliche Leucocyten, die sich morphologisch und physiologisch ganz wie selbstständige Amoeben verhalten (Fig. 16, S. 125). Gleich diesen einzelligen Protozoen bewegen sich auch unsere farblosen Blutzellen langsam kriechend umher, indem ihr formloser Plasmaleib beständig seine Gestalt wechselt und fingerartige Fortsätze tastend bald da, bald dorthin ausstreckt. Gleich den ersteren nehmen auch die letzteren geformte Körperchen in das Innere ihres Zellenleibes auf. Wegen dieser letzteren Fähigkeit nennt man solche amoeboide Plastiden „Fresszellen“ (*Phagocyten*), und wegen jener ersteren „Wanderzellen“ (*Planocyten*). Durch die wichtigen Entdeckungen des letzten Jahrzehnts hat sich herausgestellt, dass diese Leucocyten von der grössten physiologischen und pathologischen Bedeutung für den Organismus sind. Sie können aus der Darmwand sowohl geformte als gelöste Bestandtheile aufnehmen und dem Blute im Chylus zuführen; sie können unbrauchbare Stoffe aus den Geweben aufnehmen und entfernen. Indem sie massenhaft durch feine Poren der Capillar-Gefässe auswandern und sich an gereizten Körperstellen anhäufen, erzeugen sie Entzündung. Sie können Bacterien, die gefürchteten Träger der Infections-Krankheiten, fressen und vertilgen; sie können aber auch diese verderblichen Moneren weiter transportiren und neue Infections-Heerde im Organismus erzeugen. Es ist wahrscheinlich, dass die empfindlichen und wanderlustigen Leucocyten unserer wirbellosen Ahnen schon seit Millionen von Jahren an der Phylogenesis der fortschreitenden thierischen Organisation in hervorragender Weise mitgewirkt haben.

Die Rothzellen oder „rothen Blutzellen“ (*Rhodocyten* oder *Erythrocyten*) haben eine viel beschränktere Verbreitung und Thätigkeit, als jene „Allerweltszellen“, die Leucocyten. Sie sind aber für bestimmte Functionen des Cranioten-Organismus auch von hervorragender Bedeutung, vor Allem für den Gaswechsel oder die Athmung. Die dunkelrothen Blutzellen des carbonischen oder venösen Blutes, welche Kohlensäure aus den thierischen Geweben gesammelt haben, geben diese in den Athmungs-Organen ab; sie nehmen dafür frischen Sauerstoff auf und erlangen dadurch die hellrothe Farbe, welche das oxydische oder arterielle Blut auszeichnet. Der rothe Blutfarbstoff (*Haemoglobin*), der Träger des Farben- und Gaswechsels, ist in Lücken ihres Protoplasma gleichmässig vertheilt. Die Rothzellen der meisten Wirbelthiere sind elliptische flache Scheiben und schliessen einen Kern von gleicher

Gestalt ein; ihre Grösse ist sehr verschieden (Fig. 381). Die Säugethiere zeichnen sich vor den übrigen Wirbelthieren durch die kreisrunde Gestalt ihrer biconcaven Rothzellen aus, sowie durch den Mangel des Kerns (Fig. 1); nur einzelne Gattungen (z. B. die Kamele) haben die elliptische, von den Reptilien geerbte Form beibehalten (Fig. 2). In den Embryonen der Säugethiere besitzen die rothen Blutzellen noch den Kern und die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren (Fig. 10, S. 114).



Fig. 381.

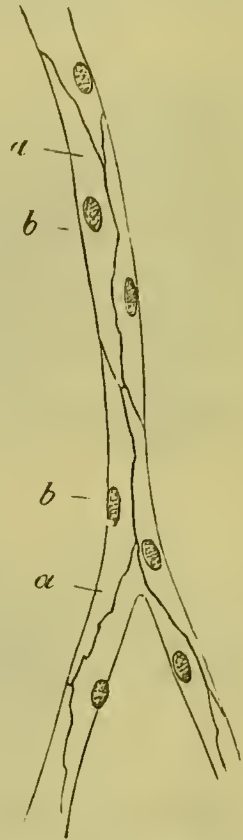


Fig. 382.

Fig. 381. **Rothe Blutzellen von verschiedenen Wirbelthieren** (bei gleicher Vergrösserung). 1. Vom Menschen. 2. Kamel. 3. Taube. 4. Proteus. 5. Wassersalamander (*Triton*). 6. Frosch. 7. Schmerle (*Cobitis*). 8. Neunauge (*Petromyzon*). *a* Flächenansicht. *b* Randansicht. Nach Wagner.

Fig. 382. **Gefässgewebe oder Endothelium** (*Vasalium*). Ein Haargefäss aus dem Gekröse. *a* Gefässzellen. *b* Deren Kerne.

Der Ursprung der Blutzellen und der Gefässe im Embryo sowie ihre Beziehung zu den Keimblättern und Geweben ist eine der schwierigsten Fragen der Ontogenie, eine von jenen dunkeln Fragen, über welche auch heute noch von den competentesten Forschern die verschiedensten Ansichten vertreten werden. Im Allgemeinen steht zwar fest, dass der grösste Theil der Zellen, welche die Gefässe und deren Inhalt zusammensetzen, aus dem Mesoderm, und zwar aus dem Darmfaserblatte stammen; gerade desshalb erhielt ja dieses „Visceralblatt des Coeloms" schon von Baer den Namen „Gefässschicht", später „Gefässblatt". Andere zuverlässige Beobachter behaupten aber, dass ein Theil jener Zellen

auch aus anderen Keimblättern hervorgehe, insbesondere aus dem Darmdrüsenblatt. Es scheint sogar, dass Blutzellen schon vor der Entstehung des Mesoderms aus Zellen des Entoderms sich bilden können. Untersuchen wir Querschnitte vom Hühnchen, jenem ältesten und beliebtesten Objecte der Embryologie, so finden wir schon sehr frühzeitig die früher beschriebenen „primitiven Aorten“ (Fig. 383 *ao*), unten in dem ventralen Winkel zwischen Episom (*Pv*) und Hyposom (*Sp*). Die dünne Wand dieser ältesten Gefässe des Amnioten-Keims besteht aus platten Zellen (sogenannten Endothelien oder

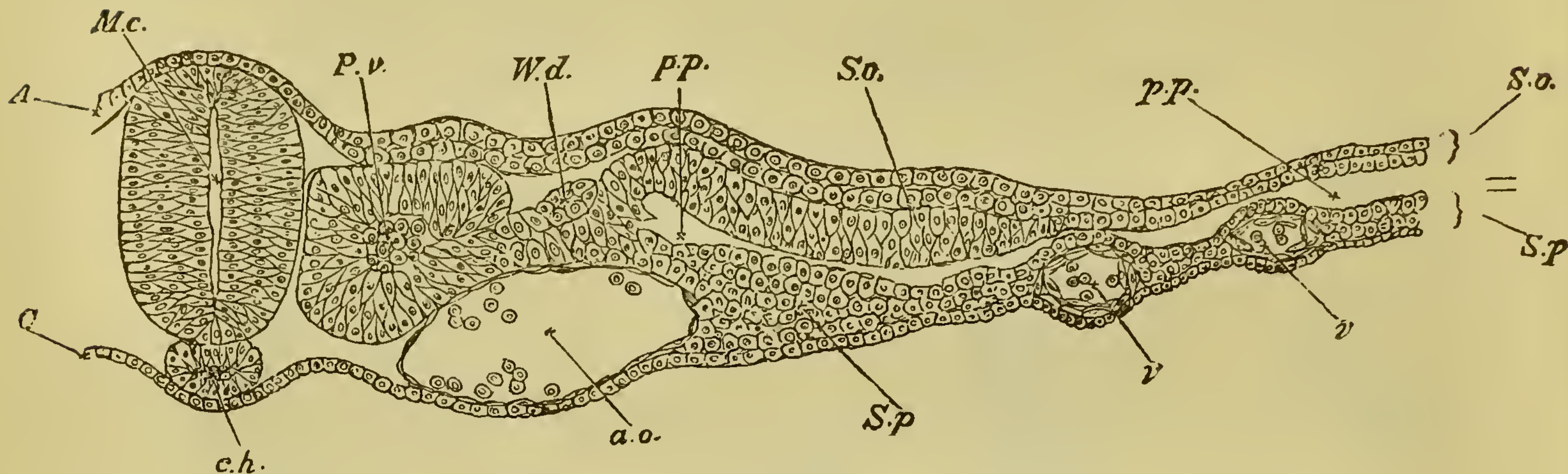


Fig. 383. Querschnitt durch den Rumpf eines Hühnerkeims von 45 Stunden. Nach Balfour. *A* Exoderm (Hornplatte). *Mc* Markrohr. *ch* Chorda. *C* Entoderm (Darmdrüsenblatt). *Pv* Ursegment (Episomit). *Wd* Urnierengang. *pp* Coelom (secundäre Leibeshöhle). *So* Hautfaserblatt. *Sp* Darmfaserblatt. *v* Blutgefässe in letzterem. *ao* Primitive Aorten, rothe Blutzellen enthaltend.

Gefässepithelien); die Flüssigkeit im Innern enthält bereits zahlreiche rothe Blutzellen; sowohl jene als diese haben sich aus dem Darmfaserblatte abgelöst. Dasselbe gilt von den Gefässen des Fruchthofes (Fig. 383 *v*), welche der Entoderm-Hülle des Dottersacks (*c*) aufliegen. Noch deutlicher, als Fig. 383, zeigt diese Verhältnisse der Querschnitt des Entenkeims in Fig. 319, S. 656. Hier sieht man klar, wie aus dem „Gefässblatte“ oder dem Visceralblatte der Splanchnopleura zahlreiche sternförmige Zellen auswandern und sich allenthalben in der „primären Leibeshöhle“, d. h. in den Lücken zwischen den Keimblättern ausbreiten. Ein Theil dieser Wanderzellen tritt zusammen, um die Wand der grösseren Lücken tapetenartig auszukleiden, und bildet so die ersten Gefässe; ein anderer Theil tritt in den Hohlraum derselben, lebt in der sie erfüllenden Flüssigkeit fort und vermehrt sich durch Theilung: die ersten Blutzellen.

Ausser diesen mesodermalen Zellen des „eigentlichen Gefässblattes“ betheiligen sich aber nun an der Blutbildung bei den meroblastischen Wirbelthieren (namentlich Fischen) auch noch andere

Wanderzellen, deren Ursprung und Bedeutung noch zweifelhaft ist. Die wichtigsten davon sind diejenigen, welche RÜCKERT unter dem Namen „Merocyten" am genauesten beschrieben hat. Diese „fressenden Dotterzellen" finden sich in dem grossen Nahrungsdotter der Selachier zahlreich vertheilt vor, besonders aber in dem „Dotterwalle" angehäuft, in jener Randzone der Keimscheibe, in welcher das embryonale Gefässnetz zuerst ausgebildet wird. Der Kern der Merocyten erreicht die zehnfache Grösse vom Durchmesser eines gewöhnlichen Zellkerns und zeichnet sich aus durch

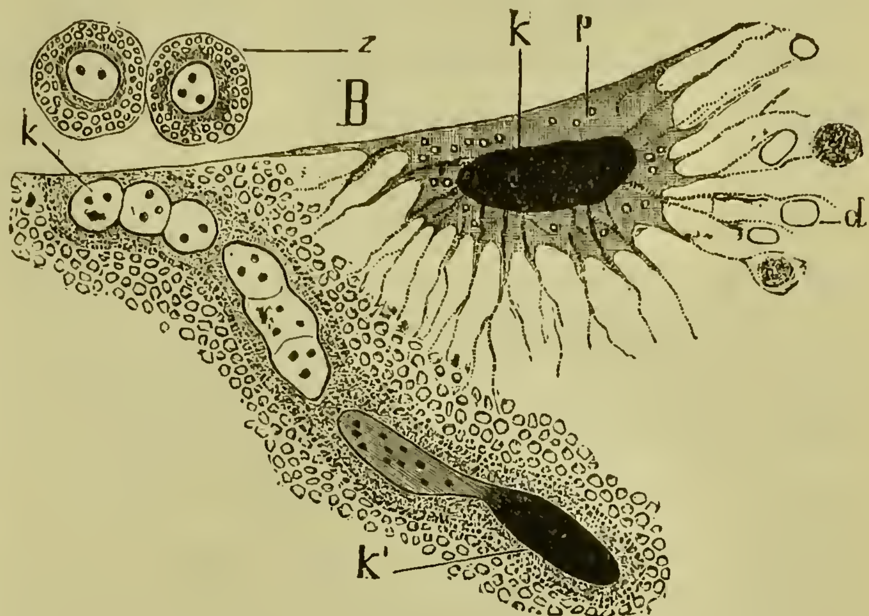


Fig 384. Merocyten eines Haifisch-Keimes, rhizopodenartige Dotterzellen unterhalb der Keimhöhle (*B*) gelegen, nach RÜCKERT. *z* Zwei Entoderm-Zellen. *k* Kerne der Merocyten, welche im Dotter umherwandern und kleine Dotterplättchen (*d*) fressen. *k* Kleinere oberflächliche hellere Kerne, *k'* tieferer Kern, in Theilung begriffen, *k** chromatinreicher Randkern, vom umgebenden Dotter befreit, um die zahlreichen Pseudopodien des protoplasmatischen Zellenleibes zu zeigen.

seine intensive Färbbarkeit, den besonderen Reichthum an Chromatin (S. 152). Ihr Protoplasma-Leib ist ähnlich den Sternzellen des Knochengewebes (Astrocyten) und verhält sich ganz wie ein echter Rhizopode (z. B. *Gromia*); er sendet zahlreiche sternförmige Ausläufer ringsum ab, die sich verästeln und im Nahrungsdotter ringsum ausstrahlen. Diese veränderlichen und sehr beweglichen Ausläufer, die Pseudopodien der Merocyten, dienen sowohl zur Ortsbewegung als zur Nahrungsaufnahme; wie bei den echten Rhizopoden umfliessen sie die festen Nahrungsstoffe (Dotterkörner und Dotterplättchen) und häufen die aufgenommene und verdaute Nahrung rings um den grossen Kern an. Man kann daher diese Dotterzellen ebensowohl als Fresszellen (*Phagocyten*) wie als Wanderzellen (*Planocyten*) ansehen. Ihr lebhafter Kern theilt sich rasch und oft wiederholt, so dass in kurzer Zeit zahlreiche neue Kerne entstehen; indem jeder junge Kern sich mit einem Protoplasma-Mantel umgiebt, liefert er eine neue Zelle zum Aufbau des Keimes. Ein Theil dieser Embryonal-Zellen soll nun zur Vergrösserung des

Entoderms, ein anderer Theil zur Bildung von Blutzellen verwendet werden. „Indem die Merocyten einerseits unterbrochen neues Nährmaterial aus dem Dotter aufnehmen, anderseits dasselbe fortwährend in Form von Zellen an die Keimblätter des werdenden Embryo abgeben, stellen sie zwischen letzterem und dem Dotter ein wichtiges Bindeglied dar“ (Rückert). Aehnlich wie die Selachier verhalten sich hierin auch viele andere Fische, sowie die Reptilien und Vögel.

Der Ursprung der Merocyten ist noch zweifelhaft. Die einen Embryologen leiten sie direct vom inneren Keimblatt ab und lassen andauernd einen Theil der Entoderm-Zellen aus demselben austreten und sich vermehren (Rückert, Hoffmann u. A.). Andere hingegen nehmen an, dass sie aus einer besonderen Zellenschicht hervorgehen, welche in der Peripherie der Keimscheibe zwischen den beiden primären Keimblättern sich gebildet hat und als ein peripherisches Mesoderm aufgefasst werden kann (*Acroblast* von Kollmann, *Haemoblast* von Rauber u. A.). Eine dritte Ansicht wurde vor 25 Jahren von His aufgestellt und legte den Grund zu seiner berühmten „Parablasten-Theorie“. Nach dieser vielbewunderten Theorie gehören die sämmtlichen Zellen, welche die Gewebe des Blutsystems und des Skeletsystems (Connectiv, Knorpel, Knochen u. s. w.) zusammensetzen, gar nicht zum Körper des geschlechtlich erzeugten Embryo, sondern sind fremde parthenogenetische Einwanderer, durch „unbefleckte Empfängniss“ aus jungfräulichen Follikel-Zellen des mütterlichen Eierstockes entstanden. Jedes Wirbelthier (also auch der Mensch) ist demnach ein Doppelwesen, und entsteht durch Symbiose, durch Zusammenwachsen von zwei ganz verschiedenen selbstständigen Thieren. Obgleich diese naturwidrige Parablasten-Theorie und die verwandten pseudomechanischen Theorien von His ein Decennium hindurch grosses Aufsehen erregten, sind sie doch jetzt fast allgemein verlassen (vergl. S. 54, sowie meine Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“, 1875).

Für die Beurtheilung jener Dotterzellen und der ersten Blutbildung im Wirbelthier-Keime sind nach meiner Ansicht folgende leitende Grundsätze festzuhalten: 1. Die Entstehung der Merocyten im Dotter und ihre Verwendung im Keime der meroblastischen Wirbelthiere ist auf alle Fälle eine cenogenetische Erscheinung; denn alle meroblastischen Vertebraten stammen von holoblastischen Ahnen ab, deren palingenetischer Keim noch gar keinen selbstständigen Nahrungsdotter besitzt (S. 192, 178, 243). 2. Demnach waren die Dotterzellen oder Merocyten der jüngeren meroblastischen Vertebraten bei den älteren holoblastischen durch

Zellen des inneren oder des von ihm abgeleiteten mittleren Keimblattes vertreten (Dotterzellen in der Bauchwand des Urdarms von Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien). 3. Dottersack und Fruchthof sind stets Theile des Embryo; die ersteren können nur als periphere Keimorgane (*Embryorgana*) dem Dauerleibe des letzteren (*Menosoma*) gegenübergestellt werden (S. 273, 290). 4. Da das Mesoderm bei allen Wirbelthieren vom Entoderm stammt, so ist es für die Frage vom ersten Ursprung der Blutzellen von untergeordneter Bedeutung, ob dieselben alle vom ersteren („Gefässblatt") oder theilweise auch vom letzteren abzuleiten sind. 5. Da die primitiven Blutzellen oder Lymphzellen echte Wanderzellen sind, können sie schon sehr frühzeitig aus der Ursprungsstätte ihres Keimblattes auswandern und in weit entfernten Gegenden des Keimes sich ausbreiten.

Mit der falschen Parablasten-Theorie von His hat man irrthümlicherweise öfter die spätere Mesenchym-Theorie von Hertwig verwechselt, welche dieser ausgezeichnete Embryologe in seiner Coelom-Theorie begründet und in seinem „Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte" weiter ausgeführt hat. Unter dem Namen *Mesenchym*, Zwischenkeim oder Zwischenblatt, fasst Hertwig alle diejenigen Keimanlagen zusammen, welche aus den epithelialen vier secundären Keimblättern nicht direct oder durch Faltung entstehen, sondern dadurch, dass einzelne Zellen derselben aus ihrem epithelialen Verbände ausscheiden; indem sie als amoeboide „Wanderzellen" (*Planocyten*) überall in die Lücken und Spalträume zwischen den vier secundären Keimblättern eindringen und sich vermehren, geben sie verschiedenen Organen in weit getrennten Körpertheilen den Ursprung. Gewöhnlich scheiden die Mesenchym-Zellen zwischen sich reichliche Mengen von Zwischenmasse oder Intercellar-Substanz

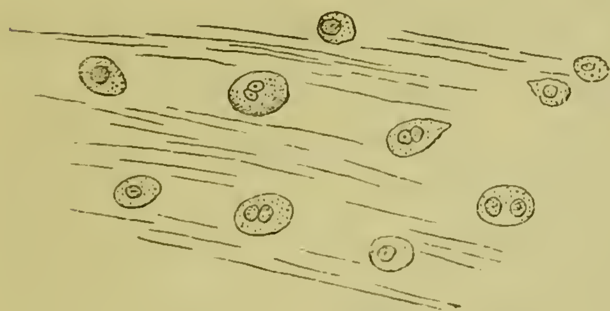


Fig. 385.

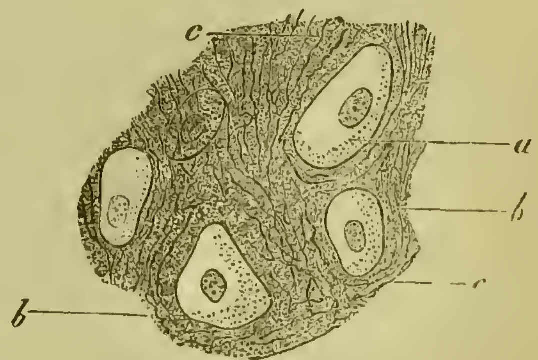


Fig. 386.

Fig. 385. **Gallertgewebe aus dem Glaskörper eines Embryo von 4 Monaten.** (Runde Zellen in gallertartiger Zwischensubstanz.)

Fig. 386. **Knorpelgewebe aus dem Netzknorpel der Ohrmuschel.** *a* Zellen. *b* Zwischenmasse. *c* Fasern in derselben. Nach Frey.

ab; diese ist flüssig und formlos im Blut, fest und geformt in der Bindesubstanz (Fig. 386). Das halbflüssige Gallertgewebe (Fig. 385) bildet eine Zwischenform zwischen Beiden. Da HERTWIG in seiner vielfach anregenden „Mesenchym-Theorie" die beiden grossen Gewebe-Gruppen der „Bindesubstanzen" (*Connective*) und der „Blutsubstanzen" (*Lymphoide*) allen übrigen Keimanlagen vereinigt gegenüberstellt, und demgemäss auch in einem besonderen Capitel „die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms" als eine besondere Hauptgruppe von allen übrigen Körpertheilen (den „Organen des inneren, mittleren und äusseren Keimblattes") absondert, entsteht eine äusserliche Aehnlichkeit mit der falschen Parablasten-Theorie von HIS. Der fundamentale Unterschied beider Theorien wird sofort klar, wenn man sich erinnert, dass nach der ersteren alle Zellen des Keimes von der ursprünglichen Stammzelle (*Cytula*) abstammen, während sie nach der letzteren zweifach verschiedenen Ursprungs und erst secundär durch *Symbiose* vereinigt sind (S. 54).

Die Mesenchym-Theorie hat ebenso wie die Parablasten-Theorie sehr verschiedene Auffassungen erfahren und eine umfangreiche Litteratur hervorgerufen. Für die Beurtheilung derselben sind nach meiner Ansicht folgende Grundsätze festzuhalten: 1. Die verschiedenen Mesenchym-Bildungen können nur in histologischem Sinne als Einheit zusammengefasst werden, als Keim-Anlagen, welche durch Ausscheidung von Zwischensubstanz zwischen Wanderzellen entstehen. 2. Da diese Wanderzellen oder Planocyten stets aus dem Verbande eines der epithelialen Keimblätter nachträglich ausgewandert sind, müssen die ersteren den letzteren subordinirt und können ihnen nicht als gleichwerthige oder coordinirte Bildungen gegenübergestellt werden. 3. Die beiden Hauptgruppen der Mesenchym-Keime, die Lymphoide („Blutgewebe") und die Connective („Bindegewebe") sind zwar histologisch und ontogenetisch sehr ähnlich und scheinbar durch Zwischen-Stufen (z. B. „Gallertgewebe", Fig. 385) verbunden; sie sind aber physiologisch und phylogenetisch wesentlich verschieden. 4. Die Lymphoid-Organe (Lymphe und Blut, Lymphgefässe und Blutgefässe) entstehen aus keinem zusammenhängenden „Gefässblatte", sondern sind aus vielen, ursprünglich getrennten Local-Anlagen (jede einzelne aus einer localisirten Gruppe von Wanderzellen, einer „Planocyten-Colonie") hervorgegangen; diese „Blutinseln" sind erst nachträglich zur Bildung von Gefässen zusammengetreten, und diese haben viel später erst zu einem einheitlichen Gefäss-System sich vereinigt; die Central-Organe des letzteren sind phyletisch jünger

als die peripheren Theile (Spalträume zwischen den Keimblättern). 5. Die Connectiv-Organe der Wirbelthiere hingegen entstehen aus bestimmt abgegrenzten „Keimplatten" (*Blastoplatten*), d. h. aus epithelialen Bezirken der Keimblätter (und zwar der beiden Mittelblätter), welche ebenso morphologisch bestimmte Organ-Anlagen darstellen, wie die einzelnen Organ-Keime des inneren und äusseren Keimblattes; so entsteht die Lederhaut aus einer Cutisplatte (*Dermoblast*), das axiale Skelet aus einer Skeletplatte (*Scleroblast*) und die Darmfaserwand aus einer Gekrösplatte (Mesenteroblast). 6. Die einfachsten und ursprünglichsten Formen dieser Connectiv-Organe (Cutisplatte, Skeletplatte und Gekrösplatte) sind bei den Acraniern (*Amphioxus*) dauernd, bei den Embryonen der Cranioten (*Selachier*) vorübergehend, einfache einschichtige Epithelien; erst später gehen bei letzteren daraus die „Mesenchym"-Gewebe der Connective hervor. 7. Alle diese fundamentalen Anlagen der Connective sind anfänglich frei von Blutgefässen und haben mit deren selbstständigen Keim-Anlagen Nichts zu thun. 8. Demnach giebt es bei den Wirbelthieren keinen „Blutbindegewebs-Keim" („Parablast" oder „Desmohaemoblast"), keine einheitliche Anlage der Lymphoide und Connective.

Grundlegend für diese Auffassung des „Mesenchyms" sind die bedeutungsvollen, 1888 im „Anatomischen Anzeiger" publicirten Untersuchungen von Hatschek „über den Schichtenbau des *Amphioxus*", und von Rabl „über die Differenzirung des Mesoderms". Die hier festgestellte Unabhängigkeit der beiden verschiedenen Mesenchym-Bildungen, der Lymphoide und Connective, wird zunächst ontogenetisch bewiesen; daraus ergiebt sich aber zugleich ihre phylogenetische Selbstständigkeit. In der That lehrt uns die vergleichende Anatomie und Ontogenie, dass beiderlei mesenchymale Organe unabhängig von einander und polyphyletisch entstanden sind. Mächtige Connective (mesodermale Stützgewebe und Skelete) entwickeln sich schon bei den verschiedenen Stämmen der Coelenterien (Spongien, Korallen, Platoden), obwohl diese noch keine Spur von Lymphoiden besitzen. Ebenso treten Wanderzellen bei den Keimen und Larven der Helminthen, Echinodermen (Fig. 387) und anderen Coelomarien auf, lange bevor sich Blutgefässe entwickeln. Anderseits kann Blut in der primären Leibeshöhle (durch Auswanderung von Planocyten) entstehen, ohne dass Connectiv überhaupt zur Ausbildung gelangt (verschiedene Helminthen).

Die Mantelthiere (*Tunicata*) zeigen eine sehr merkwürdige äussere Mesenchym-Hülle in ihrem charakteristischen Mantel,

der den ganzen übrigen Körper einschliesst. Bei den niederen und älteren Thieren dieses Stammes ist die Tunica eine structurlose Cellulose-Hülle, eine *Cuticula*, welche von der oberflächlichen Zellenschicht des Exoderms, der Hornplatte oder Epidermis, abgeschieden wird. Bei den höheren und jüngeren Mantelthieren aber schlüpfen

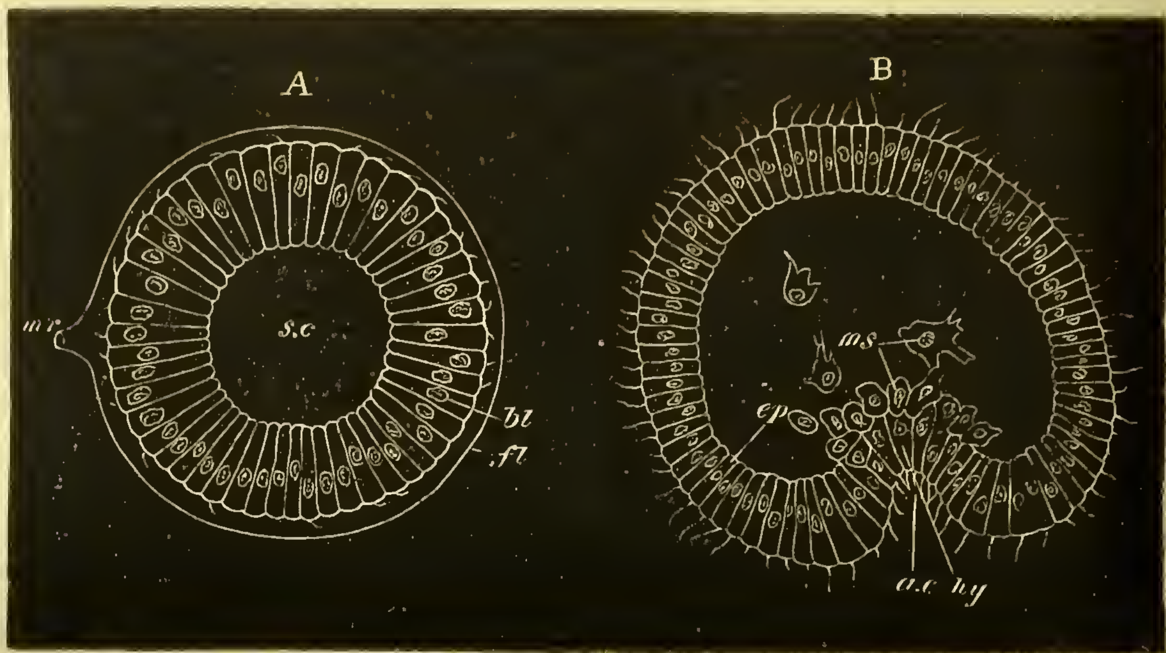


Fig. 387. **Blastula einer Holothurie** (*A*). *B* **Dieselbe im Beginne der Gastrulation** (im optischen Querschnitt, nach SELENKA). Schon während die Hohlkugel der Keimblase (*A*) eingestülpt wird (*B*), wandern amoeboide Zellen (*Planocyten*) in die Gallerte der Keimhöhle (*Blastocoel* oder primäre Leibeshöhle, *sc*) und bilden hier ein primitives *Mesoderm* (*ms*). *bl* Keimhaut (*Blastoderm*). *ep* Hautblatt (*Exoderm*). *hy* Darmblatt (*Entoderm*). *ae* Urdarm. *fl* *Blastolemma* (structurlose Keimhülle). *mr* Micropyle.

Wanderzellen aus der letzteren in die erstere hinein, vermehren sich und scheiden neue Massen von Cellulose zwischen sich ab; die äussere Cuticula verwandelt sich so in eine Mesenchym-Hülle, deren mannichfaltige Umwandlungen ganz denjenigen des gewöhnlichen inneren Bindegewebes entsprechen (vergl. S. 407, 441). Wenn diese *Connectiv-Tunica* dicker wird, wachsen Ausstülpungen der darunter liegenden Hautdecke mit ihren Blutgefässen in dieselbe hinein. So wachsen auch bei den Wirbelthieren secundär ernährende Blutgefässe in die verschiedenen Connectiv-Organe, ebenso wie in die übrigen Organe des Körpers hinein.

Von den zwölf Stämmen des Thierreichs, welche wir früher (S. 512) unterschieden, besitzt die Hälfte (I.—VI. Phylon) noch keine Blutgefässe. Zuerst treten dieselben bei den Helminthen auf. Als ihr ältester Ausgangspunkt ist die „primäre Leibeshöhle“ zu betrachten, jener einfache Hohlraum zwischen den beiden primären Keimblättern, der entweder als Ueberrest der Furchungs-

höhle (*Blastocoel*) bestehen bleibt (Fig. 387) oder nachträglich als Spaltraum zwischen jenen sich neu bildet (*Schizocoel*). Amoeboide Wanderzellen (*Planocyten*), welche aus dem Entoderm auswandern und in diese mit Flüssigkeit gefüllte „primäre Leibeshöhle" (*Protocoel*) hineingelangen, hier fortleben und sich vermehren, bilden die ersten „farblosen Blutzellen" (*primäre Leucocyten*). In dieser einfachsten Form finden wir das Gefässsystem noch heute bei den Moosthierchen (*Bryozoa*), Räderthierchen (*Rotatoria*), Rundwürmern (*Nematoda*) und anderen niederen Helminthen.

Ein erster Fortschritt in der Vervollkommnung dieses primitivsten Gefässsystems geschieht durch die Ausbildung von grösseren Canälen oder blutführenden Röhren. Die blutgefüllten Spalträume, die Reste der primären Leibeshöhle, erhalten eine besondere Wand. Solche eigentliche „Blutgefässe" (im engeren Sinne) treten bei den Würmern in sehr verschiedener Form auf, bald sehr einfach, bald sehr zusammengesetzt. Als diejenige Form, die wahrscheinlich die erste Grundlage zu dem zusammengesetzteren Gefässsystem der Wirbelthiere bildete, sind zwei primordiale Hauptgefässe oder „Urgefässe" zu betrachten: ein Rückengefäss, welches in der Mittellinie der Darm-Rückenwand, und ein Bauchgefäss, welches in der Mittellinie der Darm-Bauchwand von vorn nach hinten verläuft. Aus jenem dorsalen Urgefäss entsteht die Aorta (oder *Principal-Arterie*), aus diesem ventralen Urgefäss die Darmvene (*Principal-Vene* oder „Subintestinal-Vene"). Vorn und hinten hängen beide Gefässe durch eine den Darm umfassende Schlinge zusammen. Das in den beiden Röhren eingeschlossene Blut wird durch die peristaltischen Zusammenziehungen derselben fortbewegt.

Die niedersten Helminthen, bei denen ein solches selbstständiges Blutgefässsystem zuerst auftritt, sind die Schnurwürmer (*Nemertina*, Fig. 388). Gewöhnlich besitzen dieselben drei parallele Längsgefässe, die durch Schlingen zusammenhängen: ein unpaares Rückengefäss über dem Darm, und zwei paarige Seitengefässe rechts und links. Bei einigen Nemertinen ist das Blut bereits roth gefärbt, und der rothe Farbstoff ist echtes Haemoglobin, an elliptische scheibenförmige Blutzellen gebunden, wie bei den Wirbelthieren. Wie sich weiterhin diese einfachste Anlage des Blutröhrensystems entwickelt hat, lehrt uns die Klasse der Ringelwürmer (*Anneliden*), bei denen wir dasselbe auf sehr verschiedenen Ausbildungsstufen antreffen. Zunächst entwickeln sich zwischen Rücken- und Bauchgefäss zahlreiche Querverbindungen, die ringförmig den Darm umgeben (Fig. 389). Andere Gefässe wachsen in die Leibeswand hinein

und verästeln sich, um auch dieser Blut zuzuführen. Zu den beiden grossen Hauptgefässen der Median-Ebene kommen oft noch zwei Seitengefässe, ein rechtes und ein linkes; so z. B. bei den Blutegeln. Vier solche parallele Längsgefässe haben auch die Enteropneusten (*Balanoglossus*, Fig. 369). Bei diesen wichtigen Helminthen ist bereits der vorderste Abschnitt des Darmes in einen Kiemenkorb verwandelt, und diejenigen Gefässbogen, welche in der Wand dieses Kiemenkorbes vom Bauchgefäss zum Rückengefäss emporsteigen, haben sich in athmende Kiemengefässe verwandelt.

Einen weiteren bedeutungsvollen Fortschritt offenbaren uns die Mantelthiere, die wir ja als die nächsten Bluts-Verwandten

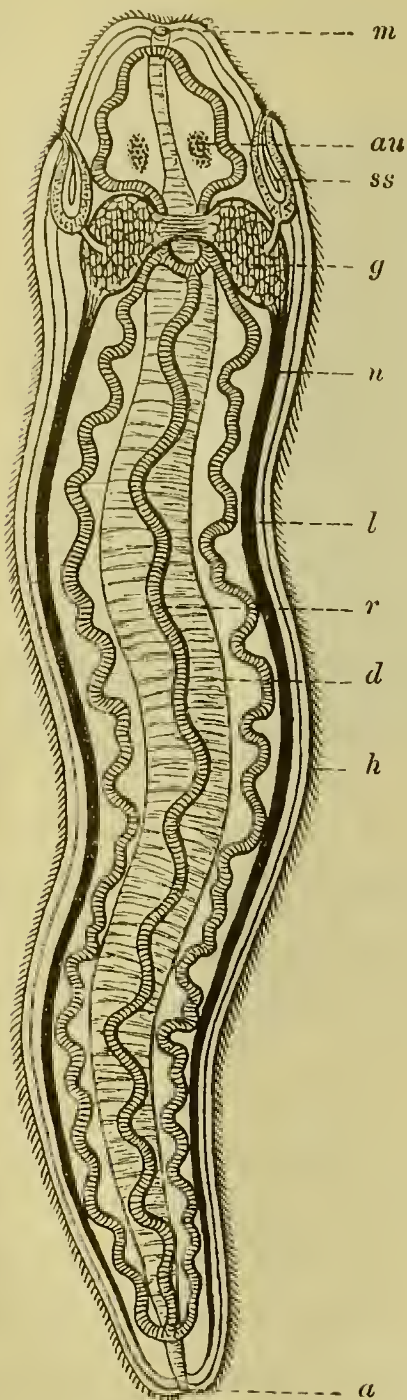


Fig. 388.

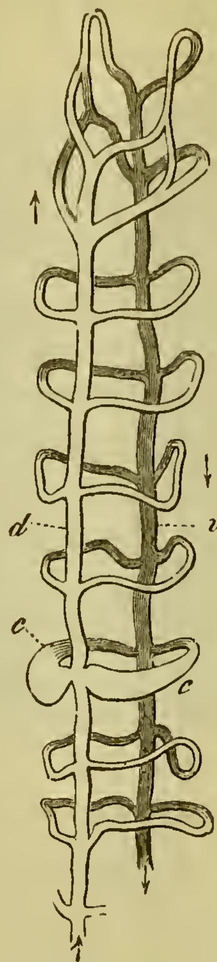


Fig. 389.

Fig. 388. **Ein einfacher Schnurwurm (Nemertine).** *m* Mund, *d* Darm, *a* After, *g* Gehirn, *n* Nerven, *h* Flimmerhaut, *ss* Sinnesgruben (Kopfspalten), *au* Augen, *r* Rückengefäss, *l* Seitengefässe.

Fig. 389. **Blutgefässsystem eines Ringelwurmes** (*Saenuris*); vorderster Abschnitt. *d* Rückengefäss. *v* Bauchgefäss. *c* Querverbindung zwischen beiden (herzartig erweitert). Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstromes an. Nach GEGENBAUR.

unserer uralten Vertebraten-Ahnen zu betrachten haben. Hier begegnen wir nämlich zum ersten Male einem wirklichen Herzen, d. h. einem Centralorgane des Blutkreislaufs, welches durch die pulsirenden Zusammenziehungen seiner muskulösen Wand die Fortbewegung des Blutes in den Gefässröhren allein vermittelt. Das Herz tritt hier in der einfachsten Form auf, als ein spindelförmiger Schlauch, der an beiden Enden in ein Hauptgefäss übergeht (Fig. 210, S. 411, Taf. XI, Fig. 14 *hz*). Durch seine ursprüngliche Lage hinter dem Kiemenkorbe, an der Bauchseite der

Mantelthiere (bald weiter vorn, bald weiter hinten), zeigt das Herz deutlich, dass es durch locale Erweiterung aus einem Abschnitte des Bauchgefässes hervorgegangen ist. Merkwürdig ist die früher schon erwähnte wechselnde Richtung der Blutbewegung, indem das Herz abwechselnd das Blut durch das vordere und durch das hintere Ende austreibt (S. 410). Das ist desshalb sehr lehrreich, weil bei den meisten Würmern (auch beim Eichelwurm) das Blut im Rückengefäss in der Richtung von hinten nach vorn, bei den Wirbelthieren hingegen in der umgekehrten Richtung, von vorn nach hinten, fortbewegt wird. Indem das Ascidien-Herz beständig zwischen diesen beiden entgegengesetzten Richtungen abwechselt, zeigt es uns gewissermaassen bleibend den phylogenetischen Uebergang zwischen der älteren Richtung des dorsalen Blutstromes nach vorn (bei den Würmern) und der neueren Richtung desselben nach hinten (bei den Wirbelthieren).

Indem nun bei den jüngeren Prochordoniern, welche dem Wirbelthier-Stamm den Ursprung gaben, die neuere Richtung bleibend wurde, gewannen die beiden Gefässe, welche von beiden Enden des einfachen Herzschlauches ausgehen, eine constante Bedeutung. Der vordere Abschnitt des Bauchgefässes führt seitdem beständig Blut aus dem Herzen ab und fungirt mithin als Schlagader oder Arterie: der hintere Abschnitt des Bauchgefässes führt umgekehrt das im Körper circulirende Blut dem Herzen wieder zu und ist mithin als Blutader oder Vene zu bezeichnen. Mit Bezug auf ihr Verhältniss zu beiden Abschnitten des Darmes können wir die letztere näher als „Darmvene", die erstere hingegen als „Kiemenarterie" bezeichnen. Das in beiden Gefässen enthaltene Blut, welches auch allein das Herz erfüllt, ist venöses oder carbonisches Blut, d. h. reich an Kohlensäure; hingegen wird das Blut, welches aus den Kiemen in das Rückengefäss tritt, dort auf's Neue mit Sauerstoff versehen: arterielles oder oxydisches Blut. Die feinsten Aeste der Arterien und Venen gehen innerhalb der Gewebe durch ein Netzwerk von äusserst feinen, neutralen Haargefässen oder Capillaren in einander über (Fig. 382).

Wenn wir uns nun von den Tunicaten zu dem nächstverwandten *Amphioxus* wenden, so werden wir zunächst durch einen scheinbaren Rückschritt in der Ausbildung des Gefäss-Systems überrascht. Wie Sie bereits wissen, besitzt der Amphioxus kein eigentliches Herz; sondern das farblose Blut wird in seinem Gefäss-System durch die Hauptgefässstämme selbst umherbewegt, die sich in ihrer ganzen Länge pulsirend zusammenziehen (vergl. Fig. 201,

S. 398). Ein über dem Darm gelegenes Rückengefäss (Aorta) nimmt das arterielle Blut aus den Kiemen auf und treibt es in den Körper. Von hier zurückkehrend, sammelt sich das venöse Blut in einem unter dem Darm gelegenen Bauchgefäss (Darmvene) und kehrt so zu den Kiemen zurück. Zahlreiche Kiemengefässbogen, welche die Athmung vermitteln und in der Wand des Kiemendarms vom Bauch zum Rücken emporsteigen, nehmen aus dem Wasser Sauerstoff auf und geben Kohlensäure ab, sie verbinden das Bauchgefäss mit dem Rückengefäss. Da bei den Ascidien bereits derselbe Abschnitt des Bauchgefässes, der auch bei den Schädelthieren das Herz bildet, sich zu einem einfachen Herzschlauche ausgebildet hat, so müssen wir den Mangel des letzteren beim Amphioxus als eine Folge von Rückbildung ansehen, als einen bei diesem Acranier erfolgten Rückschlag in die ältere Form des Gefäss-Systems, wie sie viele Würmer besitzen. Wir dürfen annehmen, dass diejenigen Acranier, die wirklich in unsere Ahnenreihe gehörten, diesen Rückschlag nicht getheilt, vielmehr das einkammerige Herz von den Prochordoniern geerbt und auf die ältesten Schädelthiere direct übertragen haben (vergl. das ideale Urwirbelthier, *Prospondylus*, Fig. 95—99, S. 256).

Die weitere phylogenetische Ausbildung des Gefäss-Systems legt uns die vergleichende Anatomie der Schädelthiere oder Cranioten klar vor Augen. Auf der tiefsten Stufe dieser Gruppe, bei den *Cyclostomen*, begegnen wir zum ersten Male der Sonderung des Vasculats in zwei verschiedene Haupttheile, ein eigentliches Blutgefässsystem, dessen Röhren das rothe Blut im Körper umherführen, und ein Lymphgefäss-System, dessen Canäle die farblose Lymphe aus den Geweben aufsaugen und dem Blutstrom zuführen. Diejenigen Lymphgefässe, welche die milchige, direct durch die Verdauung gewonnene Ernährungs-Flüssigkeit aus der Darmwand aufsaugen und dem Blutstrom zuführen, werden unter dem besonderen Namen der Chylusgefässe oder „Milchgefässe“ unterschieden. Während der Chylus oder Milchsaft vermöge seines starken Gehaltes an Fettkügelchen milchweiss erscheint, ist die eigentliche „Lymphe“ farblos. Sowohl Chylus als Lymphe enthalten dieselben farblosen amoeboiden Zellen (Leucocyten, Fig. 11), welche auch im Blute als „farblose Blutzellen“ vertheilt sind; letzteres enthält aber ausserdem die viel grössere Masse von rothen Blutzellen, welche dem Blute der Schädelthiere seine rothe Farbe verleihen (Rhodocyten, Fig. 381). Die bei den Cranioten allgemein vorhandene Scheidung zwischen Lymphgefässen, Chylusgefässen und

Blutgefässen kann als eine Folge der Arbeitstheilung angesehen werden, welche zwischen verschiedenen Abschnitten eines ursprünglich einheitlichen „Urblutgefäss-Systems“ (oder Haemolymph-Systems) stattgefunden hat. Bei den Cyclostomen tritt auch zum ersten Male die Milz auf, ein blutreiches Organ, dessen Function hauptsächlich in der massenhaften Neubildung von farblosen und rothen Blutzellen besteht. Die Milz fehlt noch dem Amphioxus, sowie sämmtlichen Wirbellosen. Von den Cyclostomen hat sie sich auf sämmtliche Cranioten vererbt.

Auch das Herz, das bei allen Cranioten vorhandene Centralorgan des Blutkreislaufs, zeigt uns bei den Cyclostomen bereits einen Fortschritt der Bildung. Der einfache spindelförmige Herzschlauch ist in zwei Abschnitte oder Kammern gesondert, die durch ein paar Klappen getrennt sind (Taf. XI, Fig. 16 *hv*, *hk*). Der hintere Abschnitt, die Vorkammer (*Atrium, hv*), nimmt das venöse Blut aus den Körpervenen auf und übergiebt dasselbe dem vorderen Abschnitt, der „Kammer“ oder Hauptkammer (*Ventriculus*, *hk*). Von hier wird dasselbe durch den Kiemenarterien-Stamm (den vordersten Abschnitt des Bauchgefässes oder der Principalvene) in die Kiemen getrieben.

Bei den Urfischen oder Selachiern sondert sich aus dem vordersten Ende der Kammer als besondere, durch Klappen geschiedene Abtheilung ein Arterienstiel (*Conus arteriosus*). Er geht über in die erweiterte Basis des Kiemenarterien-Stammes (Fig. 390 *abr*).

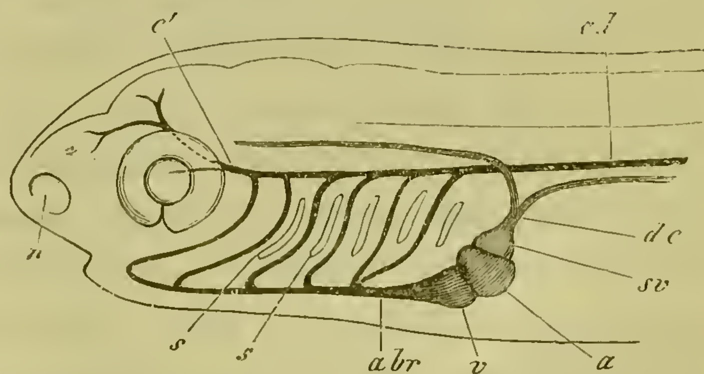


Fig. 390. **Kopf eines Fisch-Embryo**, mit der Anlage des Blutgefäss-Systems, von der linken Seite. *dc* Cuvier'scher Gang (Vereinigung der vorderen und hinteren Hauptvene). *sv* Venöser Sinus (erweitertes Endstück des Cuvier'schen Ganges). *a* Vorkammer. *v* Hauptkammer. *abr* Kiemen-Arterien-Stamm. *s* Kiemenspalten (dazwischen die Arterien-Bogen). *ad* Aorta. *c′* Kopfarterie (Carotis). *n* Nasengrube. Nach GEGENBAUR.

Jederseits gehen 5—7 Kiemenarterien davon ab. Diese steigen zwischen den Kiemenspalten (*s*) an den Kiemenbogen empor, umfassen den Schlund und vereinigen sich oben in einen gemeinschaftlichen Aorten-Stamm, dessen über dem Darm nach hinten verlaufende Fortsetzung dem Rückengefäss der Würmer entspricht. Da die bogenförmigen Arterien auf den Kiemenbogen sich in ein athmendes Capillar-Netz auflösen, so enthalten sie in ihrem unteren Theile

(als Kiemenarterienbogen) venöses Blut, in ihrem oberen Theile (als Aortenbogen) arterielles Blut. Die rechts und links stattfindende Vereinigung einzelner Aortenbogen nennt man Aorten-Wurzeln. Von einer ursprünglich grösseren Zahl von Aortenbogen bleiben zunächst nur sechs, dann (durch Rückbildung des fünften Bogens) fünf Paare bestehen: und aus diesen fünf Paar Aortenbogen (Fig. 391) entwickeln sich bei allen höheren Wirbelthieren die wichtigsten Theile des Arterien-Systems.

Von grösster Bedeutung für die weitere Entwickelung desselben ist das Auftreten der Lungen und die damit verbundene Luftathmung, der wir zuerst bei den *Dipneusten* begegnen. Hier zerfällt die Vorkammer des Herzens durch eine unvollständige Scheidewand in zwei Hälften. Nur die rechte Vorkammer nimmt jetzt das venöse Blut der Körper-Venen auf. Die linke Vorkammer hingegen nimmt das arterielle Blut von den Lungen-Venen auf. Beide Vorkammern münden gemeinschaftlich in die einfache Hauptkammer, wo sich beide Blutarten mischen und gemischt durch den Arterienstiel in die Arterienbogen getrieben werden. Aus den letzten Arterienbogen entspringen die Lungen-Arterien (Fig. 392 *p*). Diese treiben einen Theil des gemischten Blutes in die Lungen, während der andere Theil desselben durch die Aorta in den Körper geht.

Von den Dipneusten aufwärts verfolgen wir nun eine fortschreitende Entwickelung des Gefässsystems, die schliesslich mit dem Verluste der Kiemenathmung zu einer vollständigen Trennung der beiden Kreislaufshälften führt. Bei den Amphibien wird die Scheidewand der beiden Vorkammern vollständig. In ihrer Jugend, als Kaulquappen (Fig. 264, S. 558), haben sie noch die Kiemenathmung und den Kreislauf der Fische, und ihr Herz enthält bloss venöses Blut. Später entwickeln sich daneben die Lungen mit den Lungen-Gefässen, und nunmehr enthält die Hauptkammer des Herzens gemischtes Blut. Bei den Reptilien beginnt auch die Hauptkammer und der zugehörige Arterien-Stiel sich durch eine Längsscheidewand in zwei Hälften zu theilen, und diese Scheidewand wird vollständig bei den höheren Reptilien und Vögeln einerseits, bei den Stammformen der Säugethiere anderseits. Nunmehr enthält die rechte Hälfte des Herzens bloss venöses, die linke Hälfte bloss arterielles Blut, wie es bei allen Vögeln und Säugethieren der Fall ist. Die rechte Vorkammer erhält ihr carbonisches oder venöses Blut aus den Körper-Venen, und die rechte Kammer treibt dasselbe durch die Lungen-Arterien in die Lungen. Von hier kehrt

das Blut als arterielles oder oxydisches Blut durch die Lungen-Venen zur linken Vorkammer zurück und wird durch die linke Kammer in die Körper-Arterien getrieben. Zwischen Lungen-Arterien und Lungen-Venen liegt das Capillar-System des kleinen oder Lungen-Kreislaufs. Zwischen Körper-Arterien und Körper-Venen liegt das Capillar-System des grossen oder Körperkreislaufs.

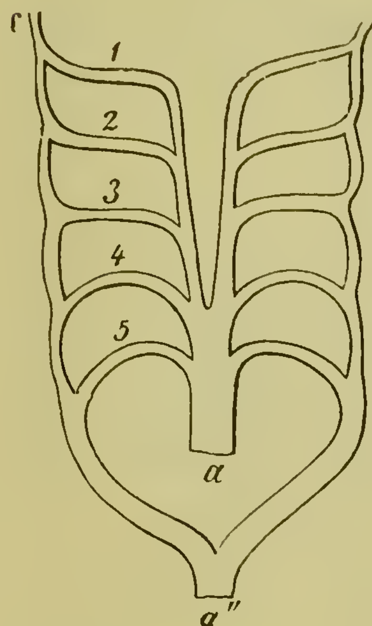


Fig. 391.

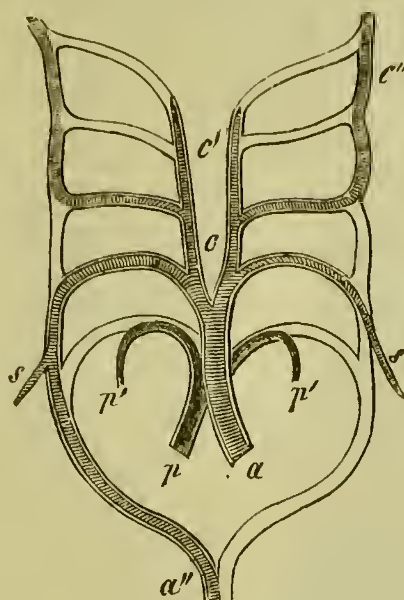


Fig. 392.

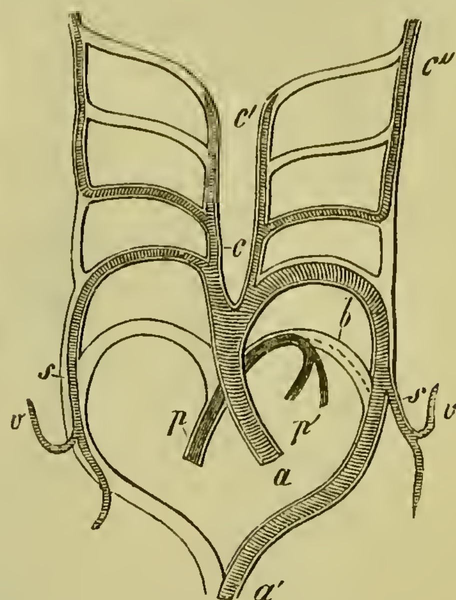


Fig. 393.

Fig. 391. **Die fünf Arterienbogen der Schädelthiere** (1—5) in ihrer ursprünglichen Anlage. *a* Arterienstiel. *a''* Aortenstamm. *c* Kopfarterie (Carotis; vorderste Fortsetzung der Aortenwurzeln). Nach RATHKE.

Fig. 392. **Die fünf Arterienbogen der Vögel**; die hellen Theile der Anlage verschwinden; nur die dunklen Theile bleiben erhalten. Buchstaben wie in Fig. 391. *s* Schlüsselbein-Arterien (Subclavien). *p* Lungen-Arterie. *p'* Aeste derselben. *c'* Aeussere Carotis. *c''* Innere Carotis. Nach RATHKE.

Fig. 393. **Die fünf Arterienbogen der Säugethiere**; Buchstaben wie in Fig. 392. *v* Wirbel-Arterie. *b* Botalli'scher Gang (beim Embryo offen, später geschlossen). Nach RATHKE.

Nur in den höchsten beiden Wirbelthier-Klassen, bei den Vögeln und Säugethieren, ist diese vollständige Trennung beider Kreislaufbahnen vollendet. Uebrigens ist diese Vollendung in beiden Klassen unabhängig von einander erfolgt, wie schon die ungleiche Ausbildung der Aorten lehrt. Bei den Vögeln, die von Dinosauriern abstammen, ist die rechte Hälfte des vierten Arterien-Bogens zum bleibenden Aorten-Bogen (*Arcus aortae*) geworden (Fig. 392). Hingegen ist dieser letztere bei den Säugethieren, welche direct von den Theromoren abstammen, aus der linken Hälfte desselben Bogens hervorgegangen (Fig. 393).

Wenn man das Arterien-System der verschiedenen Schädelthier-Klassen im ausgebildeten Zustande vergleicht, so erscheint dasselbe mannichfach verschieden, und doch entwickelt es sich

überall aus derselben Grundform. Beim Menschen erfolgt diese Entwickelung ganz ebenso wie bei den übrigen Säugethieren; insbesondere ist auch die Verwandlung der fünf Arterien-Bogen hier wie dort ganz dieselbe (Fig. 394—397). Anfangs entsteht nur ein einziges Bogenpaar, welches an der Innenfläche des ersten Kiemenbogen-Paares liegt. Hinter diesem ersten entwickelt sich dann ein zweites und drittes Bogenpaar (innen am zweiten und dritten Kiemenbogen gelegen, Fig. 394). Endlich tritt hinter diesen noch ein viertes und fünftes Paar auf (Fig. 395). Während aber diese letzteren

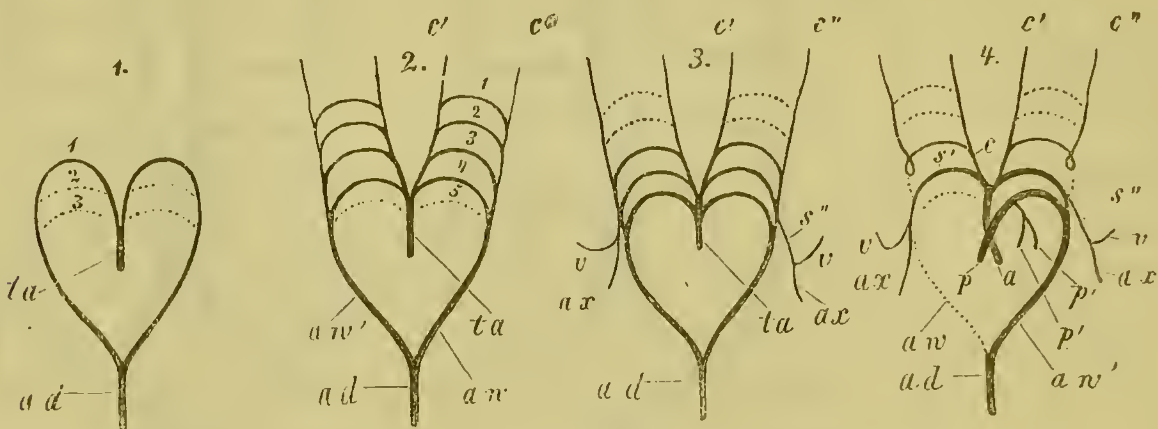


Fig. 394. Fig. 395. Fig. 396. Fig. 397.

Fig. 394—397. **Verwandlung der fünf Arterienbogen beim menschlichen Embryo** (Schema nach Rathke). *ta* Arterien-Stiel. 1, 2, 3, 4, 5 das erste bis fünfte Arterien-Paar. *ad* Aorten-Stamm. *aw* Aorten-Wurzeln. In Fig. 394 sind drei, in Fig. 395 dagegen alle fünf Aortenbogen angegeben (die punktirten noch nicht entwickelt). In Fig. 396 sind die beiden ersten schon wieder verschwunden. In Fig. 397 sind die bleibenden Arterien-Stämme dargestellt; die punktirten Theile schwinden. *s* Arteria Subclavia. *v* Vertebralis. *ax* Axillaris. *c* Carotis (c' äussere, c'' innere Carotis). *p* Pulmonalis (Lungen-Arterie).

sich entwickeln, gehen die beiden ersteren schon wieder verloren, indem sie zuwachsen (Fig. 396). Bloss aus den drei hinteren Arterien-Bogen entwickeln sich die bleibenden Arterien-Stämme, aus dem letzten die Lungen-Arterien (*p*, Fig. 393, 397).

Auch das Herz des Menschen (Fig. 405) entwickelt sich ganz ebenso wie das der übrigen Säugethiere. Die ersten Grundzüge seiner Keimesgeschichte, die im Wesentlichen seiner Stammesgeschichte entspricht, haben wir schon früher betrachtet (S. 376—378, Fig. 195 *c*—200). Sie erinnern sich, dass die palingenetische Form des Herzens eine spindelförmige Verdickung des Darmfaserblattes in der Bauchwand des Kopfdarmes darstellt (Fig. 195 *df*). Darauf höhlt sich die spindelförmige Anlage aus, bildet einen einfachen Schlauch und schnürt sich von ihrer Ursprungsstätte ab, so dass sie nunmehr frei in der Herzhöhle liegt (Fig. 195, S. 377). Bald

krümmt sich dieser Schlauch S-förmig (Fig. 196 *c*) und dreht sich zugleich dergestalt spiralig um eine ideale Axe, dass der hintere Theil auf die Rückenfläche des vorderen Theiles zu liegen kommt. In das hintere Ende münden die vereinigten Dotter-Venen ein. Aus dem vorderen Ende entspringen die Aortenbogen (Fig. 200, S. 382).

Während diese erste, einen ganz einfachen Hohlraum umschliessende Anlage des menschlichen Herzens dem Tunicaten-Herzen entspricht und als Wiederholung des Prochordonier-Herzens aufzufassen ist, folgt nunmehr eine Sonderung desselben in zwei, und darauf in drei Abschnitte; dadurch wird uns die Herzbildung der Cyclostomen und Fische vorübergehend vor Augen geführt. Es wird nämlich die spiralige Drehung und Krümmung des Herzens immer stärker, und zugleich treten zwei seichte, quere Einschnürungen auf, durch welche drei Abtheilungen äusserlich sich markiren (Fig. 398, 399). Der vorderste Abschnitt, welcher der Bauchseite

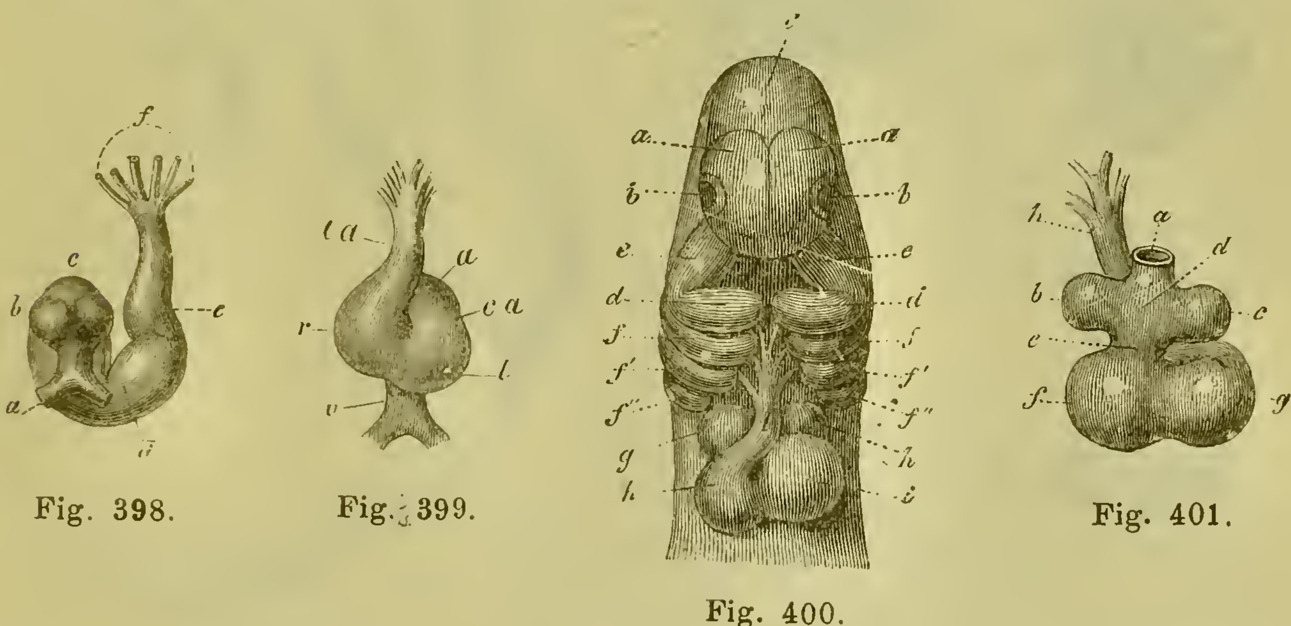


Fig. 398. Fig. 399. Fig. 400. Fig. 401.

Fig. 398. **Herz eines Kaninchen-Embryo,** von hinten. *a* Dottervenen. *b* Herzohren. *c* Vorkammer. *d* Kammer. *e* Arterienstiel. *f* Basis der drei Paar Arterienbogen. Nach Bischoff.

Fig. 399. **Herz desselben Embryo** (Fig. 398) von vorn. *v* Dottervenen. *a* Vorkammer. *ca* Ohrcanal. *l* Linke Kammer. *r* Rechte Kammer. *ta* Arterienstiel. Nach Bischoff.

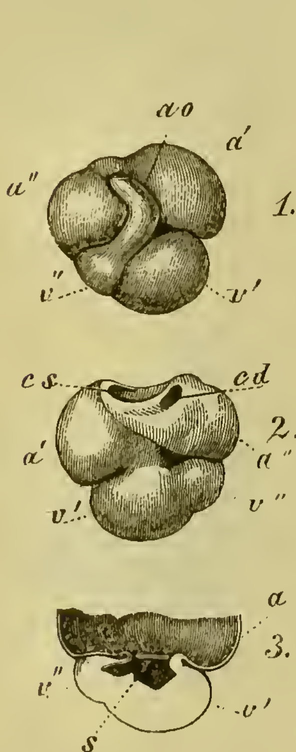
Fig. 400. **Herz und Kopf eines Hunde-Embryo,** von vorn. *a* Vorderhirn. *b* Augen. *c* Mittelhirn. *d* Urunterkiefer. *e* Uroberkiefer. *f* Kiemenbogen. *g* Rechte Vorkammer. *h* Linke Vorkammer. *i* Linke Kammer. *k* Rechte Kammer. Nach Bischoff.

Fig. 401. **Herz desselben Embryo,** von hinten. *a* Einmündung der Dottervenen. *b* Linkes Herzohr. *c* Rechtes Herzohr. *d* Vorkammer. *e* Ohrcanal. *f* Linke Kammer. *g* Rechte Kammer. *h* Arterienstiel. Nach Bischoff.

zugekehrt ist, und aus welchem die Aortenbogen entspringen, wiederholt den Arterienstiel (*Conus arteriosus*) der Selachier. Der mittlere Abschnitt ist die Anlage einer einfachen Kammer oder Hauptkammer (*Ventriculus*), und der hinterste, der Rückenseite

zugewendete Abschnitt, in welchen die Dottervenen einmünden, ist die Anlage einer einfachen Vorkammer (*Atrium*). Diese letztere bildet, ganz ebenso wie die einfache Vorkammer des Fischherzens, ein paar seitliche Ausbuchtungen, die Herzohren (*Auriculae*, Fig. 398 *b*); und die Einschnürung zwischen Vorkammer und Hauptkammer heisst daher Ohrcanal (*Canalis auricularis*, Fig. 399 *ca*). Das Herz des menschlichen Embryo ist jetzt ein vollständiges Fischherz.

Ganz entsprechend der Phylogenese des menschlichen Herzens zeigt uns nun auch seine Ontogenese einen allmählichen Uebergang vom Fischherzen durch das Amphibien-Herz und Reptilien-Herz zum Säugethier-Herzen. Das wichtigste Moment dieses Ueberganges ist die Ausbildung einer anfangs unvollständigen, später vollstän-



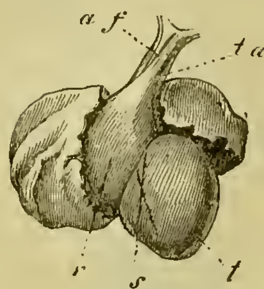
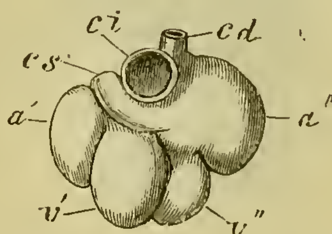


Fig. 403.



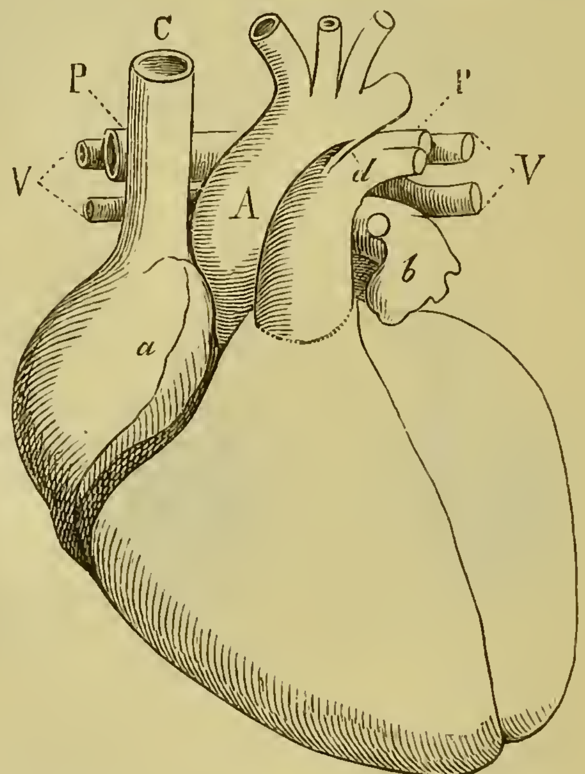


Fig. 402. Fig. 404. Fig. 405.

Fig. 402. **Herz eines menschlichen Embryo** von vier Wochen; 1) von vorn, 2) von hinten, 3) geöffnet und obere Hälfte der Vorkammer entfernt. *a'* Linkes Herzohr. *a''* Rechtes Herzohr. *v'* Linke Kammer. *v''* Rechte Kammer. *ao* Arterienstiel. *c* Obere Hohlvene (*cd* rechte, *cs* linke). *s* Anlage der Kammer-Scheidewand. Nach Kölliker.

Fig. 403. **Herz eines menschlichen Embryo** von sechs Wochen, von vorn. *r* Rechte Kammer. *t* Linke Kammer. *s* Furche zwischen beiden Kammern. *ta* Arterienstiel. *af* Furche auf dessen Oberfläche; rechts und links die beiden grossen Herzohren. Nach Ecker.

Fig. 404. **Herz eines menschlichen Embryo** von acht Wochen, von hinten. *a'* Linkes Herzohr. *a''* Rechtes Herzohr. *v'* Linke Kammer. *v''* Rechte Kammer. *cd'* Rechte obere Hohlvene. *cs* Linke obere Hohlvene. *ci* Untere Hohlvene. Nach Kölliker.

Fig. 405. **Herz des erwachsenen Menschen**, vollständig entwickelt, von vorn, in seiner natürlichen Lage. *a* Rechtes Herzohr (darunter die rechte Kammer). *b* Linkes Herzohr (darunter die linke Kammer). *C* Obere Hohlvene. *V* Lungen-Venen. *P* Lungen-Arterie. *d* Botalli'scher Gang. *A* Aorta. Nach Meyer.

digen Längsscheidewand, durch welche alle drei Abtheilungen des Herzens in eine rechte (venöse) und linke (arterielle) Hälfte zerfallen (vergl. Fig. 400—405). Die Vorkammer wird dadurch in ein rechtes und linkes Atrium getheilt, deren jedes das zugehörige Herzohr aufnimmt; in die rechte Vorkammer münden die Körpervenen ein (obere und untere Hohlvene, Fig. 402 *c*, 404 *c*); die linke Vorkammer nimmt die Lungenvenen auf. Ebenso wird an der Hauptkammer schon früh eine oberflächliche „Zwischenkammerfurche“ sichtbar (*Sulcus interventricularis*, Fig. 403 *s*). Diese ist der äusserliche Ausdruck der inneren Scheidewand, durch deren Ausbildung die Hauptkammer in zwei Kammern geschieden wird, eine rechte venöse und eine linke arterielle Kammer. In gleicher Weise bildet sich endlich auch eine Längsscheidewand in der dritten Abtheilung des primitiven fischartigen Herzens, im Arterienstiel, aus, ebenfalls äusserlich durch eine Längsfurche angedeutet (Fig. 403 *af*). Der Hohlraum des Arterienstiels zerfällt dadurch in zwei seitliche Hälften: den Lungenarterien-Stiel, welcher in die rechte Kammer, und den Aorten-Stiel, welcher in die linke Kammer einmündet. Erst wenn alle Scheidewände vollständig ausgebildet sind, ist der kleine (Lungen-)Kreislauf vom grossen (Körper-)Kreislauf geschieden; das Bewegungs-Centrum des ersteren bildet die rechte, dasjenige des letzteren die linke Herzhälfte (vergl. die 48. und 49. Tabelle)[190].

Ursprünglich gehört das Herz aller Wirbelthiere zum Hyposom des Kopfes, und demgemäss finden wir es auch beim Embryo des Menschen und aller anderen Amnioten weit vorn an der Unterseite des Kopfes: wie es bei den Fischen zeitlebens vorn an der Kehle bleibt. Später mit der zunehmenden Entwickelung des Halses und der Brust rückt das Herz immer weiter nach hinten in den Rumpf hinein, und findet sich zuletzt unten in der Brust, zwischen den beiden Lungen. Anfänglich liegt es ganz symmetrisch, in der Mittelebene des Körpers, so dass seine Längsaxe mit derjenigen des Körpers zusammenfällt. (Taf. IV, Fig. 9). Bei den meisten Säugethieren bleibt diese symmetrische Lage zeitlebens. Bei den Affen hingegen beginnt sich die Axe schräg zu neigen und die Spitze des Herzens nach der linken Seite zu verschieben. Am weitestens geht diese Drehung bei den Menschenaffen: Schimpanse, Gorilla und Orang, die auch hierin dem Menschen gleichen.

Da das Herz aller Wirbelthiere ursprünglich im Lichte der Phylogenie nur als eine locale Erweiterung der medianen Principal-

Vene erscheint, so entspricht es ganz dem biogenetischen Grundgesetze, dass auch seine erste Anlage im Embryo nur ein einfacher spindelförmiger Schlauch in der Ventralwand des Kopfdarms ist. Eine dünne, senkrecht in der Median-Ebene stehende Membran, das Herzgekröse (*Mesocardium*), verbindet hier die Bauchwand des Kopfdarms mit der unteren Kopfwand. Indem der Herzschlauch sich ausdehnt und von der Darmwand abschnürt, theilt er das Gekröse in eine obere (dorsale) und untere (ventrale) Platte (gewöhnlich beim Menschen als *Mesocardium anterius* und *posterius* beschrieben, Fig. 406 *uhg*). Durch das Herzgekröse werden zwei weite seitliche Höhlen von einander getrennt, die Halshöhlen von REMAK (Fig. 406 *hh*). Diese Höhlen fliessen später zur Bildung der einfachen „Herzbeutel-Höhle" zusammen und werden daher auch von KÖLLIKER als „primitive Pericardial-Höhlen" bezeichnet. WILHELM HIS hat ihnen den unpassenden Namen „Parietal-Höhlen" gegeben, ebenso unglücklich gewählt, wie viele andere

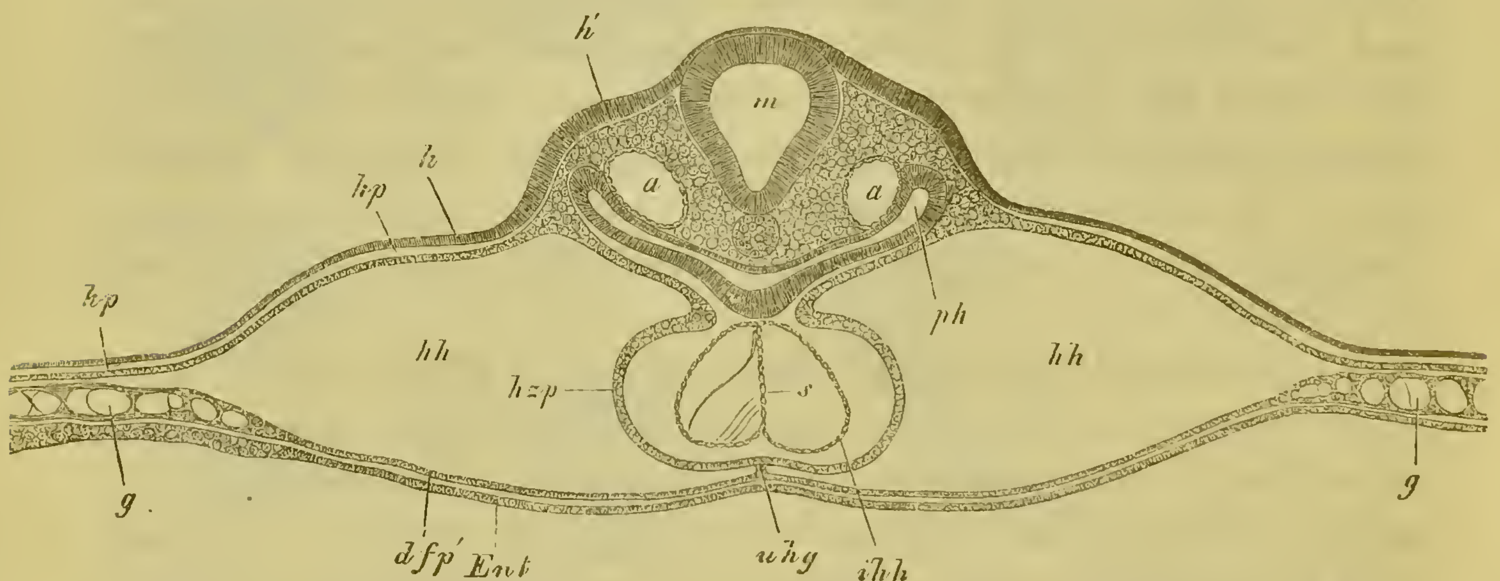


Fig. 406. **Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühner-Embryo** von 40 Stunden. Nach KÖLLIKER. *m* Nackenmark (Medulla oblongata). *ph* Schlundhöhle (Kopfdarm). *h* Hornplatte. *h'* Verdickter Theil derselben, aus dem später die Gehörgrübchen entstehen. *hp* Hautfaserplatte. *hh* Hahlshöhle (Kopfcoelom oder Cardiocoel). *hzp* Herzplatte (die äussere mesodermale Herzwand), durch das ventrale Mesocardium (oder untere Herzgekröse, *uhg*) zusammenhängend mit dem Darmfaserblatt oder visceralen Coelomblatt (*dfp'*). *Ent* Entoderm. *ihh* Innere (entodermale?) Herzwand; die beiden paarigen endothelialen Herzschläuche sind noch durch das cenogenetische Septum (*s*) der Amnioten getrennt. (Vergl. S. 783.) *g* Gefässe.

von ihm eingeführte neue Kunstausdrücke, so z. B. seine Bezeichnungen „Stammzone" und „Parietalzone" für Rückenleib und Bauchleib. (Vergl. S. 290, 319, sowie Note 191 im Anhang.)

Die paarigen Halshöhlen der Amnioten sind von hohem morphologischen und phylogenetischen Interesse; denn sie entsprechen einem Theile der Hyposomiten des Kopfes der niederen

Wirbelthiere, jenem Theile der ventralen Coelom-Taschen, welcher sich hinten an die „Visceralbogen-Höhlen“ VAN WIJHE's anschliesst. Jede Halshöhle steht hinten noch in offener Verbindung mit den beiden Coelom-Taschen des Rumpfes; und wie diese letzteren später in eine einfache „Leibeshöhle“ zusammenfliessen (durch Schwund des Ventral-Mesenterium), so geschieht dasselbe auch hier im Kopfe. Diese einfache primäre Pericardial-Höhle hat GEGENBAUR mit Recht als Kopf-Coelom bezeichnet, HERTWIG als „Herzbeutel-Brusthöhle“. Da sie nur das Herz einschliesst, kann man sie auch *Cardiocoel* nennen.

Das Cardiocoel oder Kopfcoelom dehnt sich bei den Amnioten bald unverhältnissmässig aus, indem der einfache Herzschlauch frühzeitig sehr stark wächst und sich in mehrere Windungen legt. Dadurch wird die Bauchwand des Amnioten-Keimes zwischen Kopf und Nabel bruchsackartig nach aussen vorgetrieben (vergl. Fig. 170 *h*, S. 359, und Taf. VI—IX, *c*). Eine Querfalte der Bauchwand, welche sämmtliche in das Herz einmündenden Venenstämme aufnimmt, wächst von unten zwischen Herzbeutel und Magen hinein und bildet als dünne Querscheidewand (*Septum transversum*) die Anlage des primären Zwerchfells (*Diaphragma*, Fig. 407 *d*). Diese wichtige muskulöse Scheidewand, welche nur bei den Säugethieren Brusthöhle und Bauchhöhle vollständig trennt, ist auch hier noch anfangs unvollständig; beide später ganz

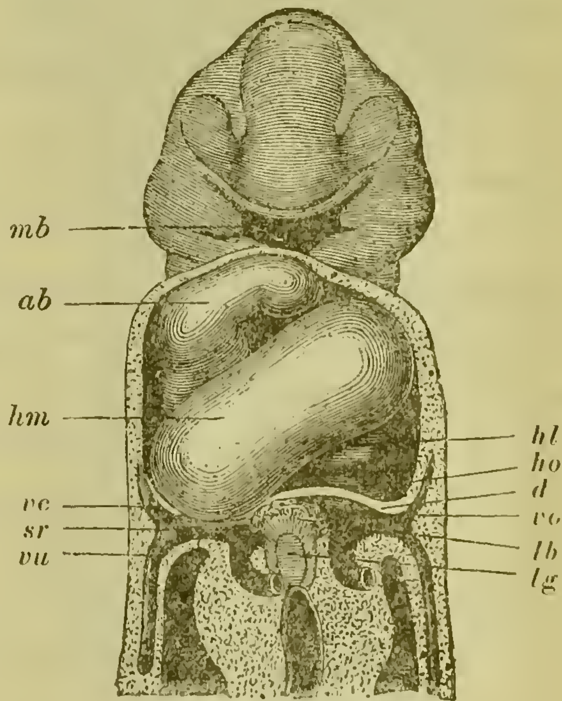


Fig. 407. **Frontal-Schnitt durch einen menschlichen Embryo** von 2,15 mm Nackenlänge, 40mal vergrössert; „erfunden“ von WILHELM HIS. Ansicht von der Bauchseite. *mb* Mundbucht, umgeben von den Kieferfortsätzen. *ab* Aortenbulbus *hm* Mittheil der Herzkammer, *hl* linker Seiten-Theil derselben. *ho* Herzohr (der Vorkammer). *d* Zwerchfell oder Diaphragma. *vc* Obere Hohlvene. *vn* Nabelvene. *vo* Dotterraum. *lb* Leber. *lg* Lebergang.

getrennte Höhlen hängen hier eine Zeitlang noch durch zwei enge Canäle zusammen, die „Brustfortsätze der Rumpfhöhle“ von HIS. Diese beiden, zum Dorsaltheil des Kopf-Coeloms gehörigen Canäle, die wir kurz Pleuralgänge nennen wollen, nehmen die beiden Lungenbläschen auf, welche aus dem hinteren Theile der Ventralwand des Kopfdarms hervorwachsen; so werden sie zu den beiden

Brustfellhöhlen oder Pleura-Höhlen. Erst später schnüren sich die dorsalen Pleura-Höhlen von der ventralen „secundären Pericardialhöhle“ und der dahinter gelegenen Bauchhöhle oder Peritoneal-Höhle vollständig ab.

Das Zwerchfell (*Diaphragma*) tritt phylogenetisch zuerst in der Klasse der Amphibien (bei den Salamandern auf), als eine unbedeutende muskulöse Querfalte der Bauchwand, welche sich aus dem Vorderende des queren Bauchmuskels (*M. transversus abdominis*) erhebt und zwischen Herzbeutel und Leber hineinwächst. Bei den Reptilien (Schildkröten und Crocodilen) gesellt sich zu diesem älteren Ventraltheil der Zwerchfell-Anlage ein jüngerer Dorsaltheil, indem von der Wirbelsäule ein Paar Subvertebral-Muskeln nach unten vorspringen und als „Zwerchpfeiler“ jenem Septum transversum entgegenwachsen. Aber erst bei den Theromoren kommen beide ursprünglich getrennte Theile zur Vereinigung, so dass dann bei den Säugethieren das Zwerchfell eine vollständige Scheidewand zwischen Brusthöhle und Bauchhöhle bildet; indem es bei seiner Contraction die Brusthöhle bedeutend erweitert, gestaltet es sich zu einem wichtigen Athem-Muskel. Die Ontogenie des Diaphragma beim Menschen und allen anderen Säugethieren wiederholt noch heute, entsprechend dem biogenetischen Grundgesetze, jenen phylogenetischen Process; denn bei allen Mammalien entsteht das Zwerchfell durch secundäre Vereinigung jener beiden ursprünglich getrennten Anlagen, des älteren Ventraltheils (*Diaphragma sternale*) und des jüngeren Dorsaltheils (*Diaphragma pleurale*).

Bisweilen unterbleibt beim Menschen auf einer Seite die Verschmelzung der beiden Zwerchfell-Anlagen, und somit auch die Abschnürung des einen Pleuralganges von der Bauchhöhle. Die Folge dieser „Hemmungsbildung“ ist ein Zwerchfellbruch (*Hernia diaphragmatica*). Brusthöhle und Bauchhöhle bleiben dann in dauernder Verbindung durch einen offenen *Ductus pleuralis* (oder „Brustfortsatz der Rumpfhöhle“), und durch diese „Bruchpforte“ können Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eintreten.

Die Brusthöhle der Säugethiere mit ihren wichtigen Einschlüssen, Herz und Lungen, gehört demnach ursprünglich zum Kopftheil des Vertebraten-Körpers, und ist erst nachträglich in den Rumpftheil hineingetreten. Diese wichtige und in vieler Beziehung interessante Auffassung ergiebt sich mit voller Sicherheit aus den übereinstimmenden Zeugnissen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Die Lungen sind Ausstülpungen des Kopfdarms; das Herz schnürt

sich von der unteren Wand desselben ab. Die Pleurasäcke oder Brustfell-Taschen, welche die Lungen einschliessen, sind paarige Dorsal-Theile des Kopfcoeloms, aus den Pleuroducten entstanden; der Herzbeutel, in welchem das Herz später liegt, ist ursprünglich ebenfalls paarig, aus Ventralhälften des Kopfcoeloms entstanden, welche erst später verschmelzen. Indem die Lunge der luftathmenden Wirbelthiere aus der Kopfhöhle nach hinten herauswächst und in die Rumpfhöhle eintritt, wiederholt sie das Beispiel der Schwimmblase, die bei den Fischen ebenfalls aus der Schlundwand als kleine taschenförmige Ausbuchtung entsteht, bald aber sich so mächtig ausdehnt, dass sie, um Platz zu finden, weit nach hinten in die Rumpfhöhle hineintreten muss. Besser gesagt, die Lunge der Pentadactylen behält diesen erblichen Wachsthums-Process der Fische bei; denn die hydrostatische Schwimmblase der letzteren ist ja thatsächlich das lufthaltige Organ, aus dem das Luftathmungs-Organ der ersteren phylogenetisch entstanden ist.

Eine interessante c e n o g e n e t i s c h e E r s c h e i n u n g in der Herzbildung der höheren Wirbelthiere verdient hier noch besondere Erwähnung. Die früheste Anlage des Herzens erscheint, wie neuere Beobachtungen sicher gestellt haben, b e i d e n A m n i o t e n p a a r i g, und der einfache spindelförmige Herzschlauch, von dessen

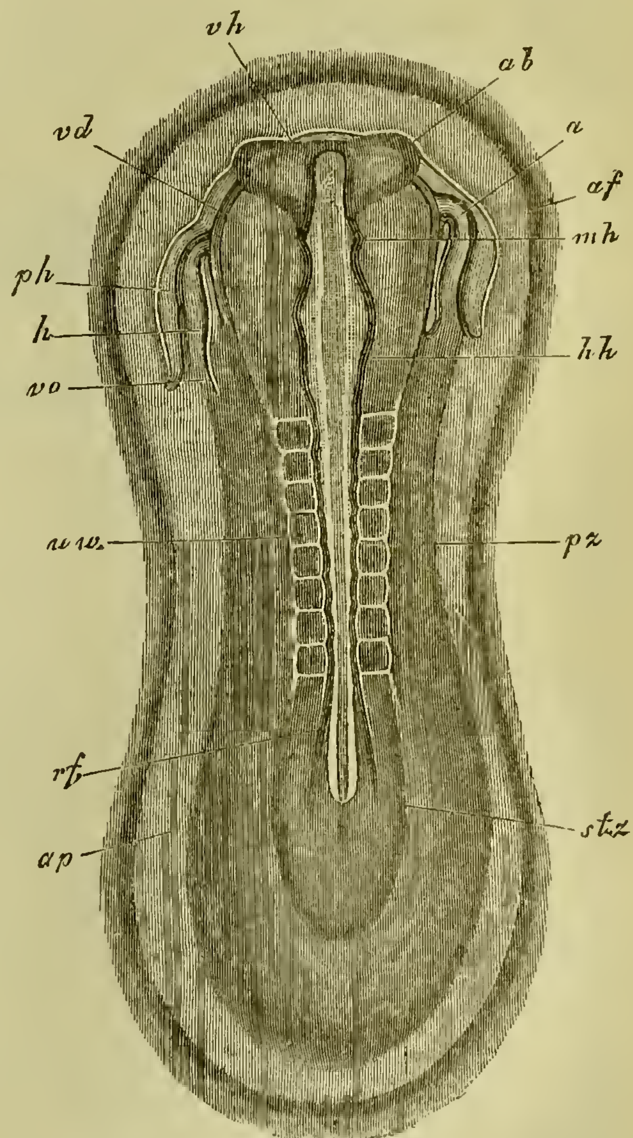


Fig. 408. **Sandalenförmiger Keimschild eines Kaninchens von neun Tagen.** Nach Kölliker. (Rücken-Ansicht, von oben.) *stz* Stammzone oder Rückenschild (mit 8 Paar Ursegmenten.) *pz* Parietalzone oder Bauchzone. *ap* Heller Fruchthof. *af* Amnion-Falte. *h* Herz. *ph* Pericardial-Höhle. *vo* Vena omphalo-mesenterica. *ab* Augenblasen, *vh* Vorderhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn. *uw* Ursegment (Urwirbel).

Betrachtung wir früher ausgingen, entsteht erst nachträglich, indem jene beiden seitlichen Schläuche nach innen rücken, sich berühren und schliesslich in der Mittellinie verschmelzen. Beim Menschen, ebenso wie beim Kaninchen, bei welchem Kölliker neuerdings diesen Vor-

gang sehr genau verfolgt hat, liegen die paarigen Herz-Keime noch in dem Stadium, in welchem bereits acht Ursegmente gesondert sind, weit auseinander (Fig. 408 *h*). Ebenso sind die paarigen Coelomtaschen des Kopfes, in welchen sie liegen (die beiden „Halshöhlen oder Parietal-Höhlen"), noch durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Erst wenn der Dauerleib des Keimes wächst und

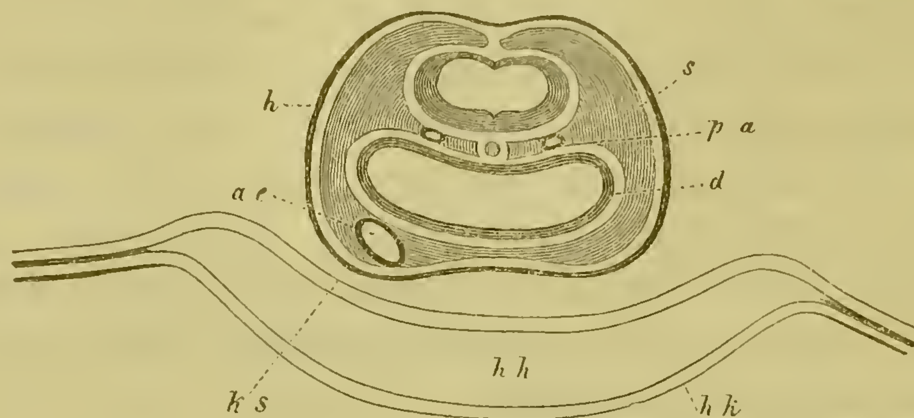


Fig. 409.

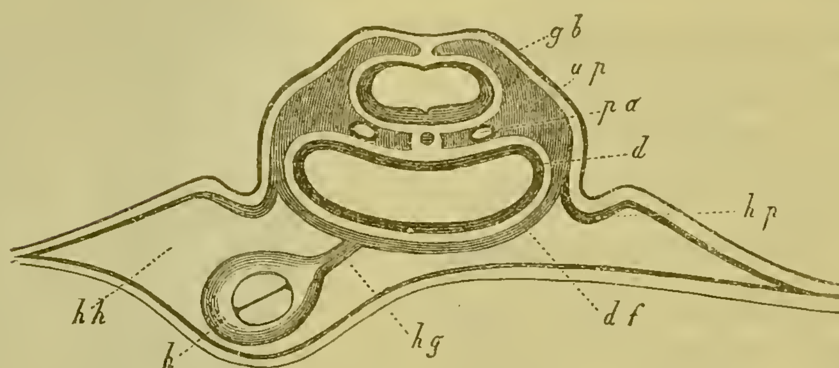


Fig. 410.

Fig. 409. **Querschnitt durch den Kopf eines Hühner-Keimes** von 36 Stunden. Unterhalb des Markrohres sind in den Kopfplatten (*s*) die beiden primitiven Aorten sichtbar (*pa*) beiderseits der Chorda. Unterhalb des Schlundes (*d*) sieht man das Aorten-Ende des Herzens (*ae*). *hh* Halshöhle oder Kopfcoelom. *hk* Herzkappe. *ks* Kopfscheide. Amnionfalte. *h* Hornplatte. Nach REMAK.

Fig. 410. **Querschnitt durch die Herzgegend desselben Hühner-Keimes** (hinter dem vorigen). In der Halshöhle (*hh*) ist das Herz (*h*) noch durch ein Herzgekröse (*hg*) mit dem Darmfaserblatt (*pf*) des Vorderdarmes verbunden. *d* Darmdrüsenblatt. *up* Urwirbelplatten. *gb* Anlage des Gehörbläschens in der Hornplatte. *hp* Erste Erhebung der Amnionfalte. Nach REMAK.

sich von der Keimdarmblase abschnürt, rücken jene getrennten seitlichen Anlagen zusammen und verschmelzen endlich in der Mittellinie. Indem die mediane Scheidewand zwischen rechtem und linkem Cardiocoel verschwindet, treten beide „Halshöhlen" in offene Communication (Fig. 409) und bilden an der Bauchseite des Amnioten-Kopfes einen hufeisenförmigen Bogen, dessen beide

Schenkel sich dorsalwärts nach hinten in die Pleuroducte oder Pleuralhöhlen fortsetzen und von da aus weiter in die paarigen Peritonealtaschen des Rumpfes. Aber auch nachdem die beiden Halshöhlen bereits zur Vereinigung gelangt sind (Fig. 409), liegen anfänglich die paarigen Herzschläuche noch getrennt, und selbst nachdem sie verschmolzen sind, deutet noch eine zarte Scheidewand in der Mitte des inneren einfachen Endothel-Schlauchs (Fig. 406 *s*, 410 *h*) die ursprünglich getrennte Anlage an. Dieses cenogenetische „primäre Cardial-Septum" verschwindet bald und hat gar keine Beziehung zu der späteren bleibenden Scheidewand beider Herzhälften, welche als Erbstück von den Reptilien eine hohe palingenetische Bedeutung beansprucht.

Principielle Gegner des biogenetischen Grundgesetzes, wie Wilhelm His und Victor Hensen, haben diese und ähnliche cenogenetische Erscheinungen mit besonderer Betonung ihrer hohen Bedeutung in den Vordergrund gestellt und als schlagende Gegenbeweise gegen das erstere zu verwerthen gesucht. Wie in allen anderen Fällen, so verwandelt auch hier eine umsichtige und kritische, vergleichend-morphologische Prüfung die angeblichen Beweise gegen die Descendenz-Theorie in schlagende Argumente für dieselbe.[192]) In seiner vortrefflichen Abhandlung „über die Bildung des Herzens der Amphibien" (1886) hat Carl Rabl, einer unserer ersten Embryologen, gezeigt, wie einfach sich jene auffallende cenogenetische Thatsache durch die Anpassung der Embryonal-Anlage an die mächtige Ausdehnung des grossen Nahrungsdotters erklären lässt. Indem das Herz des Amnioten-Keims schon zu einer Zeit angelegt wird, wo das Darmblatt noch flach auf der grossen Dotterblase ausgebreitet und vorn noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist, müssen die Herzhälften getrennt erscheinen und können erst nachträglich, nach Ausbildung des Cephalogaster, in der Mitte sich vereinigen. Diese secundäre Trennung der ursprünglich einfachen medianen Herzanlage ist um so lehrreicher, als sie diphyletisch auftritt, zweimal im Stamme der Wirbelthiere unabhängig von einander erworben. Denn ebenso wie bei den Amnioten, ist auch bei den Knochenfischen der palingenetisch einfache Herzkeim durch die flache Ausbreitung der Discogastrula auf dem Dottersack in zwei seitliche Hälften zerfallen. Hingegen haben alle älteren Vertebraten, die Cyclostomen, Selachier, Ganoiden und Amphibien, die ursprüngliche unpaare Herzanlage, in der Mitte der Bauchwand des Kopfdarms, bis heute unverändert beibehalten; so bestand sie bereits bei den Urschädelthieren (S. 534).

Wie die Keimesgeschichte des menschlichen Herzens, so liefert uns auch diejenige aller übrigen Abschnitte des Gefässsystems zahlreiche und werthvolle Aufschlüsse über die Stammesgeschichte. Da jedoch die Verfolgung derselben zu ihrem klaren Verständniss eine genaue Kenntniss von der verwickelten Zusammensetzung des ganzen Gefässsystems beim Menschen und den übrigen Wirbelthieren erfordern würde, so können wir hier nicht näher darauf eingehen [193]. Auch sind viele wichtige Verhältnisse in der Ontogenie des Gefässsystems noch sehr dunkel und streitig. Die Verhältnisse des embryonalen Kreislaufs der Amnioten, die wir bereits früher (im XV. Vortrage) betrachtet haben, sind erst spät erworben und durchaus cenogenetisch. (Vergl. S. 375—382, Fig. 195—200.)

Siebenundvierzigste Tabelle.

System der Gewebe des menschlichen Körpers.[193]

I. Erste Hauptgruppe: Epithelien. Primäre Gewebe.

I. A. **Primäre Epithelien** (der beiden Grenzblätter)	1. **Hautdecken-Gewebe** (*Epithelium dermale*)	1a. Oberhaut (Epidermis) 1b. Oberhautdrüsen 1c. Haare und Nägel	Ectoblast
	2. **Darmdecken-Gewebe** (*Epithelium gastrale*)	2a. Darmepithelium 2b. Darmdrüsen-Epithelium	Endoblast
I. B. **Secundäre Epithelien** (der beiden Mittelblätter)	3. **Coelomdecken-Gewebe** (*Epithelium coelomale*) (Mesoblast)	3a. Germinales Coelom-Epithel (Keim-Epithel) 3b. Renales Coelom-Epithel (Nieren-Epithel) 3c. Seröses Coelom-Epithel (Endothel der Leibeshöhle)	

II. Zweite Hauptgruppe: Apothelien. Secundäre Gewebe.

II. A. **Neuromuskel-Gewebe** (Apothelien ohne Intercellular-Substanz)	4. **Nervengewebe** (*Tela nervea*)	4a. Sinneszellen 4b. Ganglienzellen 4c. Nervenfasern	Neuroblast
	5. **Muskelgewebe** (*Tela muscularis*)	5a. Glatte Muskeln 5b. Querstreif-Muskeln	Myoblast
II. B. **Mesenchym-Gewebe** (Apothelien mit Intercellular-Substanz)	6. **Stützgewebe** (*Tela skeletalis*)	6a. Knorpelgewebe 6b. Knochengewebe	6 und 7 **Bindegewebe** (*Tela connectiva*)
	7. **Füllgewebe** (*Tela maltharis*)	7a. Ledergewebe 7b. Fettgewebe 7c. Gallertgewebe	
	8. **Blutgewebe** (*Tela lymphoides*)	8a. Rhodocyten (Rothe Blutzellen) 8b. Leucocyten (Weisse Blutzellen)	

Achtundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Perioden der Stammesgeschichte des menschlichen Gefäss-Systems oder Vasculats.

I. Erste Periode: **Aelteres Helminthen-Vasculat.**

Zwischen den beiden primären Keimblättern erscheinen Lücken (Reste des Blastocoel oder neugebildetes Schizocoel); in diese „primäre Leibeshöhle“ wandern aus dem Entoderm Leucocyten ein.

II. Zweite Periode: **Nemertinen-Vasculat.**

Indem die lympherfüllten Spalträume zur Bildung von grösseren Canälen sich vereinigen, entstehen die ersten eigentlichen Blutgefässe, ein Rückengefäss in der Dorsal-Wand und ein Bauchgefäss in der Ventral-Wand des Darmrohres. Rückengefäss und Bauchgefäss treten durch mehrere den Darm umfassende Ringgefässe in Verbindung.

III. Dritte Periode: **Enteropneusten-Vasculat.**

Indem die vordere Darmhälfte sich zum Kiemendarm umbildet, wird der vordere Abschnitt des Bauchgefässes zur Kiemenarterie und der vordere Abschnitt des Rückengefässes zur Kiemenvene; zwischen beiden entwickelt sich ein Kiemen-Capillarnetz.

IV. Vierte Periode: **Tunicaten-Vasculat.**

Der zunächst hinter dem Kiemendarm gelegene Abschnitt des Bauchgefässes erweitert sich zu einem einfachen Herzschlauch (Ascidien).

V. Fünfte Periode: **Acranier-Vasculat.**

Das Bauchgefäss (Darmvene) bildet um den entstehenden Leberschlauch die ersten Anfänge eines Pfortader-Systems.

VI. Sechste Periode: **Cyclostomen-Vasculat.**

Das einkammerige Herz zerfällt in zwei Kammern: vordere Hauptkammer und hintere Vorkammer. Das Gefässsystem sondert sich in Blutgefäss-System und Lymphgefäss-System. Die Milz tritt auf.

VII. Siebente Periode: **Selachier-Vasculat.**

Aus dem vorderen Abschnitt der Hauptkammer sondert sich ein Arterien-Stiel, von dem anfänglich noch sieben, später sechs oder fünf Paar Arterien-Bogen abgehen (wie bei den Selachiern).

VIII. Achte Periode: **Dipneusten-Vasculat.**

Aus dem letzten (fünften) Arterienbogen-Paar entwickeln sich die Lungen-Arterien. Die Vorkammer theilt sich in zwei Hälften.

IX. Neunte Periode: **Amphibien-Vasculat.**

Die Kiemen-Arterien verschwinden allmählich mit den Kiemen. Rechter und linker Aortenbogen bleiben bestehen.

X. Zehnte Periode: **Reptilien-Vasculat.**

Die Hauptkammer zerfällt durch eine Scheidewand in zwei Ventrikel. Beide Aortenbogen bleiben offen.

XI. Elfte Periode: **Säugethier-Vasculat.**

Die Trennung zwischen kleinem und grossem Kreislauf wird vollständig. Der rechte Aortenbogen und der Botallische Gang verwachsen. Die Lymphdrüsen treten auf.

Neunundvierzigste Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Perioden in der Stammesgeschichte des menschlichen Herzens.

I. Erste Periode: **Prochordonier-Herz.**

Das Herz bildet eine einfache, spindelförmige Anschwellung des Bauchgefässes, mit wechselnder Stromesrichtung (wie bei den Mantelthieren).

II. Zweite Periode: **Acranier-Herz.**

Das Herz gleicht dem der Prochordonier, gewinnt aber constante Stromesrichtung, indem es Klappen bildet und sich nur von hinten nach vorn zusammenzieht. (Beim Amphioxus wahrscheinlich durch Rückbildung verloren gegangen.)

III. Dritte Periode: **Cyclostomen-Herz.**

Das Herz zerfällt in zwei Kammern, eine hintere Vorkammer (*Atrium*) und eine vordere Hauptkammer (*Ventriculus*).

IV. Vierte Periode: **Selachier-Herz.**

Aus dem vorderen Abschnitt der Hauptkammer sondert sich ein Arterien-Kegel (*Conus arteriosus*), wie bei allen älteren Fischen.

V. Fünfte Periode: **Dipneusten-Herz.**

Die Vorkammer zerfällt durch eine unvollständige und durchbrochene Scheidewand in eine rechte und eine linke Hälfte, wie bei den Lurchfischen.

VI. Sechste Periode: **Amphibien-Herz.**

Die Scheidewand zwischen der rechten und linken Vorkammer wird vollständig (wie bei den höheren Amphibien).

VII. Siebente Periode: **Proreptilien-Herz.**

Die Hauptkammer zerfällt durch eine unvollständige Scheidewand in eine rechte und eine linke Hälfte (wie bei den meisten Reptilien).

VIII. Achte Periode: **Monotremen-Herz.**

Die Scheidewand zwischen der rechten und linken Hauptkammer wird vollständig (wie bei allen Säugethieren).

IX. Neunte Periode: **Beutelthier-Herz.**

Die Klappen zwischen Hauptkammern und Vorkammern (Atrioventricular-Klappen) nebst den anhaftenden Sehnenfäden und Papillar-Muskeln differenziren sich aus dem muskulösen Balkenwerk der Monotremen.

X. Zehnte Periode: **Affen-Herz.**

Die in der Mittellinie gelegene Hauptaxe des Herzens stellt sich schräg, so dass die Spitze nach links gerichtet ist (wie bei den Affen und beim Menschen).

Neunundzwanzigster Vortrag.

Bildungsgeschichte unserer Geschlechtsorgane.

„Die wichtigsten Wahrheiten in den Naturwissenschaften sind weder allein durch Zergliederung der Begriffe der Philosophie, noch allein durch blosses Erfahren gefunden worden, sondern durch eine denkende Erfahrung, welche das Wesentliche von dem Zufälligen in der Erfahrung unterscheidet und dadurch Grundsätze findet, aus welchen viele Erfahrungen abgeleitet werden. Dies ist mehr als blosses Erfahren, und wenn man will, eine philosophische Erfahrung."

JOHANNES MÜLLER (1840).

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Copulation von zwei erotischen Zellen. Zwitterbildung und Geschlechtstrennung. Geschlechtsdrüsen und Geschlechtsleiter. Hoden und Eierstöcke. Nieren-Canäle. Drei Generationen der Wirbelthier-Niere. Begattungs-Organe beider Geschlechter.

Inhalt des neunundzwanzigsten Vortrages.

Fortpflanzung und Wachsthum. Ungeschlechtliche Fortpflanzung: Theilung und Knospenbildung. Geschlechtliche Fortpflanzung: Verwachsung von zwei erotischen Zellen: Spermazelle und Eizelle. Befruchtung. Urquelle der Liebe: Erotischer Chemotropismus. Ursprüngliche Zwitterbildung (Hermaphroditismus); spätere Geschlechtstrennung (Gonochorismus). Ursprüngliche Entstehung der beiderlei Gonidien aus den beiden primären Keimblättern; spätere Entstehung aus dem Mittelblatte (Coelom-Epithel). Urgeschlechtszellen (Progonidien). Hermaphroditische und gonochoristische Zellen. Segmentale Gonaden der niederen Wirbelthiere; secundäre Verschmelzung derselben. Eierstöcke (Ovaria) und Hoden (Spermaria). Ausführgänge oder Geschlechtsleiter: Eileiter und Samenleiter. Entstehung derselben aus den Urnierengängen. Nierensystem der Wirbelthiere; drei Generationen: Vorniere, Urniere und Nachniere. Longitudinaler Urnierengang (Nephroductus) und transversale Segmental-Canäle (Nephridien). Vornieren des Amphioxus. Urnieren der Myxinoiden. Urnieren der Schädelthiere. Dauernieren der Amnioten. Entstehung der Harnblase aus der Allantois. Differenzirung der Urnierengänge: Müller'scher Gang (Eileiter) und Wolff'scher Gang (Samenleiter). Wanderung der Keimdrüsen bei den Säugethieren. Eibildung bei den Säugethieren (Graaf'sche Follikel). Entstehung der äusseren Geschlechtsorgane. Phallus oder Geschlechts-Höcker. Männliche und weibliche Begattungsorgane (Copulativa): Penis und Clitoris. Kloakenbildung. Harngeschlechts-Canal. Zwitterbildung beim Menschen.

Litteratur:

Johannes Müller, 1830. *Bildungsgeschichte der Genitalien.*

Carl Kupffer, 1865, 1866. *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechts-Systems.* (*Arch. f. mikr. Anat., I. u. II. Bd.*)

Wilhelm Müller, 1875. *Ueber das Urogenital-System des Amphioxus und der Cyclostomen.* (*Jena. Zeitschr. f. Nat., IX. Bd*)

Francis Balfour, 1876. *On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates.* (*Journ. Anat. Phys., Vol. X.*)

J. W. Spengel, 1876. *Das Urogenital-System der Amphibien.*

Max Fürbringer, 1878. *Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten* (*Morphol. Jahrb., IV. Bd.*)

Johannes Rückert, 1888. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern.*

J. W. Van Wijhe, 1889. *Ueber die Mesoderm-Segmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretions-Systems bei Selachiern.*

Theodor Boveri, 1890. *Ueber die Niere des Amphioxus.*

Richard Semon, 1890. *Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und zum Genital-System.*

Adolf de la Valette St. George, 1871—1891. *Der Hoden. Die Spermatogenese.*

Eduard van Beneden, 1874. *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire.*

Richard Semon, 1887. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen.*

Hermann Klaatsch, 1890. *Ueber den Descensus testiculorum.* (*Morphol. Jahrb, XVI. Bd.*)

Wilhelm Waldeyer, 1870. *Eierstock und Ei.*

Max Weber, 1884—1890. *Ueber Hermaphroditismus bei Wirbelthieren.*

Kobelt, 1844. *Die männlichen und weiblichen Wollust-Organe.*

F. Tourneux, 1889. *Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le foetus humain dans les deux sexes.*

Patrick Geddes *and* **Arthur Thomson**, 1889. *The evolution of sex.*

Henry Finck, 1887. *Romantic love and personal beauty, their development, causal relations and national peculiarities.*

XXIX.

Meine Herren!

Wenn wir die Bedeutung der Organ-Systeme des Thierkörpers nach der mannichfaltigen Fülle verschiedenartiger Erscheinungen und nach dem daran sich knüpfenden physiologischen Interesse beurtheilen, so werden wir als eines der wichtigsten und interessantesten Organ-Systeme dasjenige anerkennen müssen, zu dessen Entwickelungsgeschichte wir uns jetzt zuletzt wenden: das System der Fortpflanzungsorgane. Wie die Ernährung für die Selbsterhaltung des organischen Individuums die erste und wichtigste Vorbedingung ist, so wird durch die Fortpflanzung allein die Erhaltung der organischen Art oder Species bewirkt; oder vielmehr die Erhaltung der langen Generationenreihe, welche in ihrem genealogischen Zusammenhange die Gesammtheit des organischen Stammes, das Phylon darstellt. Kein organisches Individuum erfreut sich eines „ewigen Lebens". Jedem ist nur eine kurze Spanne Zeit zu seiner individuellen Entwickelung gegönnt, ein verschwindend kurzer Moment in der Millionenreihe von Jahren der Erdgeschichte.

Die Fortpflanzung und die damit verbundene Vererbung wird daher neben der Ernährung schon lange als die wichtigste Fundamental-Function der Organismen angesehen, und man pflegt danach diese „belebten Naturkörper" vorzugsweise von den „leblosen oder anorganischen Körpern" zu unterscheiden. Doch ist eigentlich diese Scheidung nicht so tief und durchgreifend, als es zunächst den Anschein hat und als man gewöhnlich annimmt. Denn wenn man die Natur der Fortpflanzungs-Phänomene näher ins Auge fasst, so zeigt sich bald, dass dieselben sich auf eine allgemeine Eigenschaft zurückführen lassen, die ebenso den anorganischen wie den organischen Körpern zukommt, auf das Wachsthum. Die Fortpflanzung ist eine Ernährung und ein Wachsthum des Organismus über das individuelle Maass hinaus, welche einen Theil desselben zum Ganzen erhebt. Das zeigt sich am klarsten, wenn wir die

Fortpflanzung der einfachsten und niedersten Organismen ins Auge fassen, vor allen der Moneren (Fig. 231, S. 483) und der einzelligen Amoeben (Fig. 16, S. 125). Das einfache Individuum besitzt hier nur den Formwerth einer einzigen Plastide. Sobald dasselbe durch fortgesetzte Ernährung und einfaches Wachsthum nun ein gewisses Maass der Grösse erreicht hat, überschreitet es letzteres nicht mehr, sondern zerfällt durch einfache Theilung in zwei gleiche Hälften. Jede dieser beiden Hälften führt sofort ihr selbstständiges Leben und wächst wiederum, bis sie durch Ueberschreitung jener Wachsthums-Grenze abermals sich theilt. Bei jeder solcher einfachen Selbsttheilung bilden sich zwei neue Anziehungs-Mittelpunkte für die Körpertheilchen, als Grundlagen der beiden neuentstehenden Individuen. Eine „Unsterblichkeit der Einzelligen“ darf jedoch hieraus nicht gefolgert werden. Denn das Individuum als solches wird durch den Theilungs-Process vernichtet (vergl. S. 149).

Bei vielen anderen Urthieren oder Protozoen erfolgt die einfache Fortpflanzung nicht durch Theilung, sondern durch Knospenbildung. In diesem Falle ist das Wachsthum, welches die Fortpflanzung anbahnt, kein totales (wie bei der Theilung), sondern ein partielles. Daher kann man auch bei der Knospenbildung das locale Wachsthums-Product, das sich als Knospe zu einem neuen Individuum gestaltet, als kindliches Individuum dem elterlichen Organismus, aus dem es entsteht, gegenüberstellen. Der letztere ist älter und grösser als das erstere. Hingegen sind bei der Theilung die beiden Theilungsproducte von gleichem Alter und von gleichem Formwerthe. Als weitere Differenzirungs-Formen der geschlechtslosen Fortpflanzung schliessen sich dann an die Knospenbildung drittens die Keimknospenbildung und viertens die Keimzellenbildung an. Diese letztere aber führt uns unmittelbar zur geschlechtlichen oder sexuellen Fortpflanzung hinüber, für welche die gegensätzliche Differenzirung beider Geschlechter das bedingende Moment ist. Ich habe in meiner Generellen Morphologie (Bd. II, S. 32—71) und in meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte (VIII. Vortrag) den Zusammenhang dieser verschiedenen Fortpflanzungs-Arten ausführlich erörtert.

Die ältesten Vorfahren des Menschen und der höheren Thiere besassen noch nicht die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung, sondern vermehrten sich bloss auf ungeschlechtlichem Wege, durch Theilung oder Knospenbildung, Keimknospenbildung oder Keimzellenbildung, wie es viele Urthiere oder Protozoen noch heute thun. Erst im weiteren Verlaufe der Phylogenese konnte der

sexuelle Gegensatz der beiden Geschlechter entstehen. In einfachster Weise zeigt sich uns seine Ausbildung bei jenen Protisten, bei welchen der wiederholten Theilung des einzelligen Organismus die Verschmelzung von zwei Individuen vorausgeht (vorübergehende Conjugation und bleibende Copulation der Infusorien). Wir können sagen, dass in diesem Falle das Wachsthum, die Vorbedingung der Fortpflanzung, dadurch erreicht wird, dass zwei erwachsene Zellen zu einem einzigen, nun übermässig grossen Individuum sich verbinden. Zugleich wird durch die Mischung der beiden Plastiden eine Verjüngung des Plasma bewirkt. Anfangs erscheinen die beiden copulirten Zellen ganz gleichartig; bald aber bildet sich durch natürliche Züchtung ein Gegensatz zwischen ihnen aus: grössere weibliche Zellen (*Macrosporen*) und kleinere männliche Zellen (*Microsporen*). Denn es muss für das neuerzeugte Individuum im Kampfe um's Dasein von grossem Vortheile sein, verschiedene Eigenschaften von beiden Zellen-Eltern geerbt zu haben. Die vollständige Ausbildung dieses fortschreitenden Gegensatzes zwischen den beiden zeugenden Zellen oder *Gonidien* führte zur geschlechtlichen oder sexuellen Differenzirung. Die eine Zelle wurde zur weiblichen Eizelle (*Macrogonidie*), die andere zur männlichen Samenzelle (*Microgonidie*). Vergl. S. 146, 147.

Die einfachsten Verhältnisse der geschlechtlichen Fortpflanzung unter den gegenwärtig lebenden Metazoen bieten uns die Gastraeaden und die niederen Schwämme (Spongien), ferner unser gemeiner Süsswasser-Polyp (*Hydra*) und andere Coelenterien niedersten Ranges. *Prophysema* (Fig. 240, S. 496), *Olynthus* (Fig. 243), *Hydra* u. s. w. besitzen einen ganz einfachen schlauchförmigen Körper, dessen dünne Wand (gleich der ursprünglichen *Gastrula*) bloss aus den beiden primären Keimblättern besteht. Sobald derselbe geschlechtsreif wird, bilden sich einzelne Zellen der Wand zu weiblichen Eizellen, andere zu männlichen Spermazellen oder Samenzellen um; die ersteren werden sehr gross, indem sie eine beträchtliche Menge von Dotterkörnern in ihrem Protoplasma bilden (Fig. 240 *e*); die letzteren umgekehrt werden durch fortgesetzte Theilung sehr klein und verwandeln sich in bewegliche „stecknadelförmige" Spermatozoen (Fig. 19, S. 134). Beiderlei Zellen lösen sich von ihrer Geburtsstätte, den primären Keimblättern, los, fallen entweder in das umgebende Wasser oder in die Darmhöhle und vereinigen sich hier, indem sie mit einander verschmelzen. Das ist der bedeutungsvolle Vorgang der „Befruchtung", den wir im VII. Vortrage näher untersucht haben (Fig. 21—27, S. 136—143).

Durch diese einfachsten Vorgänge der geschlechtlichen Fortpflanzung, wie sie bei den niedersten Pflanzenthieren, bei den Gastraeaden, Schwämmen und Polypen, noch heute zu beobachten sind, werden wir mit mehreren bedeutungsvollen Erkenntnissen bereichert. Erstens erfahren wir dadurch, dass für die geschlechtliche Fortpflanzung eigentlich weiter nichts erforderlich ist, als die Verschmelzung oder Verwachsung von zwei verschiedenen Zellen, einer weiblichen Eizelle und einer männlichen Spermazelle. Alle anderen Verhältnisse und alle die übrigen, höchst zusammengesetzten Erscheinungen, welche bei den höheren Thieren den geschlechtlichen Zeugungsact begleiten, sind von untergeordneter und secundärer Natur, sind erst nachträglich zu jenem einfachsten, primären Copulations- und Befruchtungs-Process hinzugetreten. Wenn wir aber nun bedenken, welche ausserordentlich wichtige Rolle das Verhältniss der beiden Geschlechter überall in der organischen Natur, im Pflanzenreiche, wie im Thier- und Menschenleben spielt, wie die gegenseitige Neigung und Anziehung beider Geschlechter, die Liebe, die Triebfeder der mannichfaltigsten und merkwürdigsten Vorgänge, ja eine der wichtigsten mechanischen Ursachen der höchsten Lebens-Entwickelung überhaupt ist, so werden wir diese Zurückführung der Liebe auf ihre Urquelle, auf die Anziehungskraft zweier verschiedener erotischer Zellen, gar nicht hoch genug anschlagen können.

Ueberall in der lebendigen Natur gehen von dieser kleinsten Ursache die grössten Wirkungen aus. Denken Sie allein an die Rolle, welche die Blumen, die Geschlechtsorgane der Blüthenpflanzen, in der Natur spielen; oder denken Sie an die Fülle von wunderbaren Erscheinungen, welche die geschlechtliche Zuchtwahl im Thierleben bewirkt; denken Sie endlich an die folgenschwere Bedeutung, welche die Liebe im Menschenleben besitzt: überall ist die Verwachsung zweier Zellen das einzige, ursprünglich treibende Motiv; überall übt dieser unscheinbare Vorgang den grössten Einfluss auf die Entwickelung der mannichfaltigsten Verhältnisse aus. Wir dürfen wohl behaupten, dass kein anderer organischer Process diesem an Umfang und Intensität der differenzirenden Wirkung nur entfernt an die Seite zu stellen ist. Denn ist nicht der semitische Mythus von der Eva, die den Adam zur „Erkenntniss“ verführte, und ist nicht die altgriechische Sage von Paris und Helena, und sind nicht so viele andere berühmte Dichtungen bloss der poetische Ausdruck des unermesslichen Einflusses, welchen die Liebe und die davon abhängige „sexuelle Selection“[36]) seit der Differen-

zirung der beiden Geschlechter auf den Gang der Weltgeschichte ausgeübt hat? Alle anderen Leidenschaften, die sonst noch die Menschenbrust durchtoben, sind in ihrer Gesammt-Wirkung nicht entfernt so mächtig, wie der sinnentflammende und vernunftbethörende Eros. Auf der einen Seite verherrlichen wir die Liebe dankbar als die Quelle der herrlichsten Kunsterzeugnisse: der erhabendsten Schöpfungen der Poesie, der bildenden Kunst und der Tonkunst; wir verehren in ihr den mächtigsten Factor der menschlichen Gesittung, die Grundlage des Familienlebens und dadurch der Staats-Entwickelung. Auf der anderen Seite fürchten wir in ihr die verzehrende Flamme, welche den Unglücklichen in das Verderben treibt, und welche mehr Elend, Laster und Verbrechen verursacht hat, als alle anderen Uebel des Menschengeschlechts zusammengenommen. So wunderbar ist die Liebe und so unendlich bedeutungsvoll ihr Einfluss auf das Seelenleben, auf die verschiedensten Functionen des Markrohrs, dass gerade hier mehr als irgendwo die „übernatürliche“ Wirkung jeder natürlichen Erklärung zu spotten scheint. Und doch führt uns trotz alledem die vergleichende Entwickelungsgeschichte ganz klar und unzweifelhaft auf die älteste Quelle der Liebe zurück, auf die Wahlverwandtschaft zweier verschiedener erotischer Zellen: Spermazelle und Eizelle (*Erotischer Chemotropismus*)[195].

Wie uns die niedersten Metazoen über diesen einfachsten Ursprung der verwickelten Fortpflanzungs-Erscheinungen belehren, so eröffnen sie uns zweitens auch die wichtige Erkenntniss, dass das älteste und ursprünglichste Geschlechts-Verhältniss die Zwitterbildung war, und dass aus dieser erst secundär (durch Arbeitstheilung) die Geschlechtstrennung hervorging. Die Zwitterbildung (*Hermaphroditismus*) ist bei den niederen Thieren der verschiedensten Gruppen vorherrschend; jedes einzelne geschlechtsreife Individuum, jede Person, enthält hier weibliche und männliche Geschlechtszellen, ist also fähig, sich selbst zu befruchten und fortzupflanzen. So finden wir nicht allein bei den eben angeführten niedersten Pflanzenthieren (Gastraeaden, Schwämmen und vielen Polypen), auf einer und derselben Person Eizellen und Samenzellen vereinigt; sondern auch viele Würmer (z. B. die Blutegel und Regenwürmer), viele Schnecken (die gewöhnlichen Garten- und Weinbergs-Schnecken), sämmtliche Mantelthiere und viele andere wirbellose Thiere sind solche Zwitter oder Hermaphroditen. Auch alle älteren wirbellosen Vorfahren des Menschen, von den Gastraeaden bis zu den Prochordoniern aufwärts, werden Zwitter ge-

wesen sein. Wahrscheinlich waren sogar die ältesten Schädellosen noch Hermaphroditen. Ein wichtiges Zeugniss dafür liefert der merkwürdige Umstand, dass mehrere Fisch-Gattungen noch heute Zwitter sind, und dass gelegentlich (als Atavismus) auch bei höheren Vertebraten aller Klassen der Hermaphroditismus noch heute wieder erscheint. Daraus dürfen wir schliessen, dass erst im weiteren Verlaufe unserer Stammesgeschichte aus dem Hermaphroditismus die Geschlechtstrennung (*Gonochorismus*) sich entwickelte, die Vertheilung der beiderlei Geschlechtszellen auf verschiedene Personen [143]). Anfangs sind männliche und weibliche Personen bloss durch den Besitz der beiderlei Gonaden verschieden, im Uebrigen ganz gleich gewesen, wie es beim Amphioxus und bei den Cyclostomen noch heutzutage der Fall ist. Erst später sind zu den primären Geschlechtsdrüsen secundäre Hülfsorgane (Ausführgänge u. s. w.) hinzugetreten; und noch viel später haben sich durch geschlechtliche Zuchtwahl, durch die wirkungsvolle *Selectio sexualis*, die sogenannten „secundären Sexual-Charaktere“ entwickelt, d. h. diejenigen Unterschiede des männlichen und weiblichen Geschlechts, welche nicht die Geschlechtsorgane selbst, sondern andere Körpertheile betreffen (z. B. der Bart des Mannes, die Brust des Weibes) [36]).

Die dritte wichtige Thatsache, über welche wir durch die niederen Pflanzenthiere Auskunft erhalten, betrifft den ältesten Ursprung der beiderlei Geschlechtszellen. Da nämlich bei den Gastraeaden, bei den niedersten Spongien und Hydroiden, wo wir jene einfachsten Anfänge der geschlechtlichen Differenzirung antreffen, der ganze Körper zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern besteht, so können auch die beiderlei Geschlechts-Zellen hier nur aus Zellen der beiden primären Keimblätter entstanden sein, entweder aus dem inneren oder dem äusseren, oder aus beiden. Diese einfache Erkenntniss ist desshalb ausserordentlich wichtig, weil die erste Anlage der Eizellen sowohl als der Spermazellen bei den höheren Thieren — und insbesondere bei den Wirbelthieren — in das mittlere Keimblatt oder Mesoderm verlegt ist. Dieses Verhältniss ist erst nachträglich (in Zusammenhang mit der secundären Erwerbung des Mesoderms) aus jenem ersteren hervorgegangen.

Verfolgen wir nun weiter die Phylogenie der Geschlechts-Organe bei unseren ältesten Metazoen-Ahnen, wie sie uns noch heute durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie der niedersten Würmer und Pflanzenthiere vor Augen gelegt wird, so haben wir

als ersten Fortschritt die Localisation der Gonidien, die Sammlung der beiderlei im Epithel zerstreuten Geschlechtszellen in bestimmte Gruppen hervorzuheben. Während bei den Schwämmen und niedersten Hydra-Polypen einzelne zerstreute Zellen aus den Zellenschichten der beiden primären Keimblätter sich absondern, isoliren und als Geschlechts-Zellen frei werden, finden wir dieselben bei den höheren Pflanzenthieren und Würmern associirt und gruppenweise in sociale Haufen zusammengedrängt, die wir nunmehr als „Geschlechtsdrüsen“ oder „Keimdrüsen“ (*Gonades*) bezeichnen. Erst jetzt können wir von Geschlechts-Organen in morphologischem Sinne sprechen. Die weiblichen Keimdrüsen, die demgemäss in ihrer einfachsten Form einen Haufen von gleichartigen Eizellen darstellen, sind die Eierstöcke (*Ovaria* oder *Oophora*; Fig. 295 *e*, S. 629). Die männlichen Keimdrüsen, die ebenso in ihrer ältesten Anlage bloss aus einem Haufen von Spermazellen bestehen, sind die Hoden (*Spermaria* oder *Testiculi*, Fig. 295 *h*). Bei den Medusen, die von den einfacher organisirten Polypen sowohl ontogenetisch als phylogenetisch abzuleiten sind, finden wir solche einfache Geschlechtsdrüsen bald als Magentaschen, bald als Aussackungen der vom Magen ausstrahlenden Radial-Canäle. Bei den niederen Medusen (Craspedoten) entstehen beiderlei Gonaden aus dem Exoderm, bei den höheren Medusen (Acraspeden) aus dem Entoderm. Jene stammen von Hydropolypen, diese von Scyphopolypen ab.

Bei der grossen Mehrzahl der Bilaterien oder *Coelomarien* (S. 512), der zweiseitig gebauten Metozoen, ist es das Mesoderm, aus welchem die Gonaden hervorgehen. Als die ältesten Anlagen derselben sind wahrscheinlich meistens jene beiden grossen paarigen Zellen anzusehen, welche am Urmundrande (rechts und links) gewöhnlich schon bei der Gastrulation oder gleich nach derselben auftreten, die bedeutungsvollen *Promesoblasten*, die „Polzellen des Mesoderms oder Urzellen des mittleren Keimblattes“ (S. 427). Bei den echten *Enterocoeliern*, bei welchen das Mesoderm von Anfang an in Gestalt von ein paar Coelomtaschen angelegt wird, sind diese selbst mit grosser Wahrscheinlichkeit als die ursprünglichen Gonaden anzusehen (S. 429). Sehr deutlich zeigt das der Pfeilwurm (*Sagitta*), jener interessante Strongylarier, welcher durch die typische Einfachheit seiner epithelialen Histogenese (— mit Ausschluss von Mesenchymbildung —) auch sonst so lehrreiche Aufschlüsse giebt (S. 228). Bei der *Gastrula* von *Sagitta* (Fig. 411 *A*) zeichnen sich schon frühzeitig im Grunde des Urdarms (*ud*)

ein paar Entodermzellen durch besondere Grösse aus (*g*). Diese Urgeschlechtszellen (*Progonidia*) liegen ganz symmetrisch, rechts und links von der Mittelebene, wie die beiden *Promesoblasten*

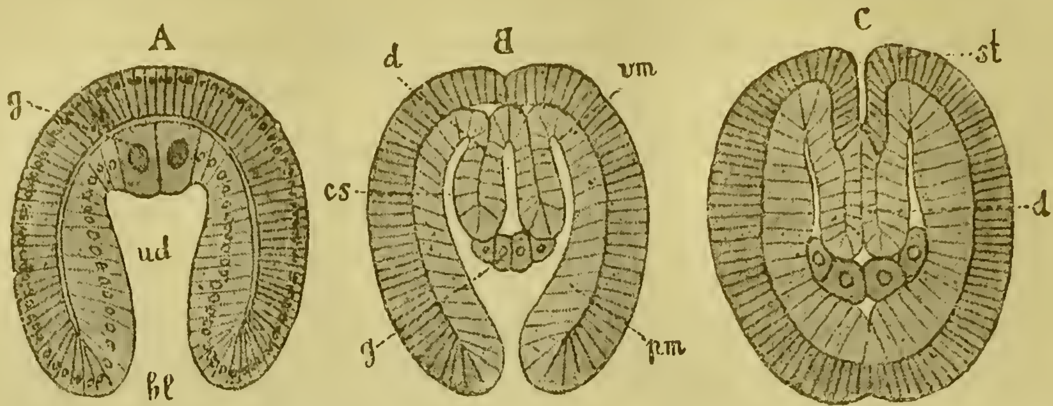


Fig. 411. **Keime eines Pfeilwurms** (*Sagitta*), in drei frühen Bildungsstufen, nach HERTWIG. *A* Gastrula. *B* Coelomula mit offenem Urmund. *C* Dieselbe mit geschlossenem Urmund. *ud* Urdarm. *bl* Urmund. *g* Progonidien (hermaphroditische Urgeschlechtszellen). *cs* Coelomtaschen. *pm* Parietalblatt, *vm* Visceralblatt derselben. *d* Dauerdarm (Enteron). *st* Mundgrube (Stomodaeum).

der bilateralen Gastrula des *Amphioxus* (Fig. 221, S. 430). Unmittelbar nach aussen von ihnen werden die beiden Coelomtaschen (*B*, *cs*) aus dem Urdarm mundwärts ausgestülpt, und dann theilt sich jede Progonidie in eine männliche und eine weibliche Geschlechtszelle (*B*, *g*). Die beiden männlichen Zellen (anfangs etwas grösser) liegen innen neben einander und sind die Mutterzellen des Hodens (*Prospermaria*). Die beiden weiblichen Zellen liegen nach aussen von ihnen und sind die Mutterzellen des Eierstocks (*Protovaria*). Später, wenn sich die beiden Coelomtaschen vom Dauerdarm (*C*, *d*) abgeschnürt haben und der Urmund (*A*, *bl*) geschlossen ist, rücken die weiblichen Zellen nach vorn gegen den Mund (*C*, *st*), während die männlichen nach hinten treten. Dann wird das vordere Ovarien-Paar von dem hinteren Spermarien-Paar durch eine Querscheidewand getrennt. Die ersten Anlagen der beiderlei Geschlechtsdrüsen des zwitterigen Pfeilwurms sind somit ein paar hermaphroditische Entoderm-Zellen; jede von diesen zerfällt in eine männliche und eine weibliche Zelle, und diese vier gonochoristischen Zellen sind die Mutterzellen der vier Geschlechtsdrüsen. Vielleicht sind auch die beiden *Promesoblasten* der *Amphioxus*-Gastrula (Fig. 221) in gleichem Sinne als „hermaphroditische Urgeschlechtszellen“ anzusehen, welche dieses älteste Wirbelthier von den uralten bilateralen Gastraeaden-Ahnen geerbt hat.

Der geschlechtsreife *Amphioxus* ist nicht hermaphroditisch, wie es seine nächsten wirbellosen Verwandten, die Tunicaten, sind,

und wie es wahrscheinlich auch noch die längst ausgestorbenen präsilurischen Urwirbelthiere waren (*Prospondylus*, Fig. 95—99, S. 256). Vielmehr besitzt der Lanzelot der Gegenwart gonochoristische Einrichtungen von sehr interessanter Form. Wie Sie sich aus der Anatomie des *Amphioxus* erinnern werden, finden wir hier die Eierstöcke beim Weibchen und die Hoden beim Männchen in Gestalt von 20—30 Paar elliptischen oder rundlich-viereckigen einfachen Säckchen, welche beiderseits des Darmes innen an der Parietalfläche der Athemhöhle anliegen (S. 404, 436, Taf. X, Fig. 13 *e*). Diese Gonaden, ursprünglich genau segmental auf das mittlere Drittel des Körpers vertheilt, sind phylogenetisch von höchstem Interesse. Denn ihre Ontogenie lehrt uns, dass sie aus dem unteren Theile der ventralen Coelomtaschen hervorgehen, während der mittlere Theil der letzteren zuwächst und der oberste Theil die Vornieren-Kanäle bildet. Die metameren Gonaden der Acranier sind Hyposomiten des Rumpfes. Neuerdings (1888) hat Rückert die wichtige Entdeckung gemacht, dass ganz ebenso auch die Geschlechtsdrüsen der ältesten Fische, der Selachier, angelegt werden. Erst nachträglich vereinigen sich hier die segmentalen Anlagen derselben und fliessen zur Bildung von ein paar einfachen Gonaden zusammen. Diese haben sich dann durch Vererbung auf alle übrigen Schädelthiere übertragen. Ueberall liegen sie hier ursprünglich beiderseits des Mesenterium, unterhalb der Chorda, tief im Grunde der Leibeshöhle (Fig. 412 *g*). Ihre ersten Spuren werden hier im Coelom-Epithel sichtbar, an der Stelle, wo in der „Mittelplatte oder Gekrösplatte“ das Hautfaserblatt und Darmfaserblatt an einander stossen (Fig. 416 *mp*, S. 806). Hier bemerkt man im Embryo aller Cranioten schon frühzeitig eine strangförmige kleine Zellen-Anhäufung welche wir nach Waldeyer das „Keim-Epithel“ oder auch (in Uebereinstimmung mit den übrigen plattenförmigen Organ-Anlagen) die Geschlechtsplatte nennen können (Fig. 412 *g*; Taf. IV, Fig. 5 *k*). Diese Germinal-Platte oder Geschlechtsleiste (*Callus germinalis*) erscheint beim Embryo des Menschen schon in der fünften Woche, in Gestalt von ein paar langen weisslichen Streifen, an der Innenseite der Urnieren (Fig. 413 *t*, *u*). Die Zellen dieser Geschlechtsplatte (*Lamella sexualis*) zeichnen sich durch ihre cylindrische Form und chemische Zusammensetzung wesentlich vor den übrigen Coelom-Zellen aus; sie haben eine andere Bedeutung als die platten Zellen des „serösen Coelom-Epithels“, welche den übrigen Theil der Leibeshöhle auskleiden. Indem sich das „Keim-

epithel“ der Geschlechtsleiste verdickt und Stützgewebe aus dem Mesoderm in dieselbe hineinwächst, wird sie zur Anlage einer indifferenten Geschlechtsdrüse. Diese ventrale Gonade entwickelt sich dann bei den weiblichen Schädelthieren zum Eierstock, bei den männlichen zum Hoden.

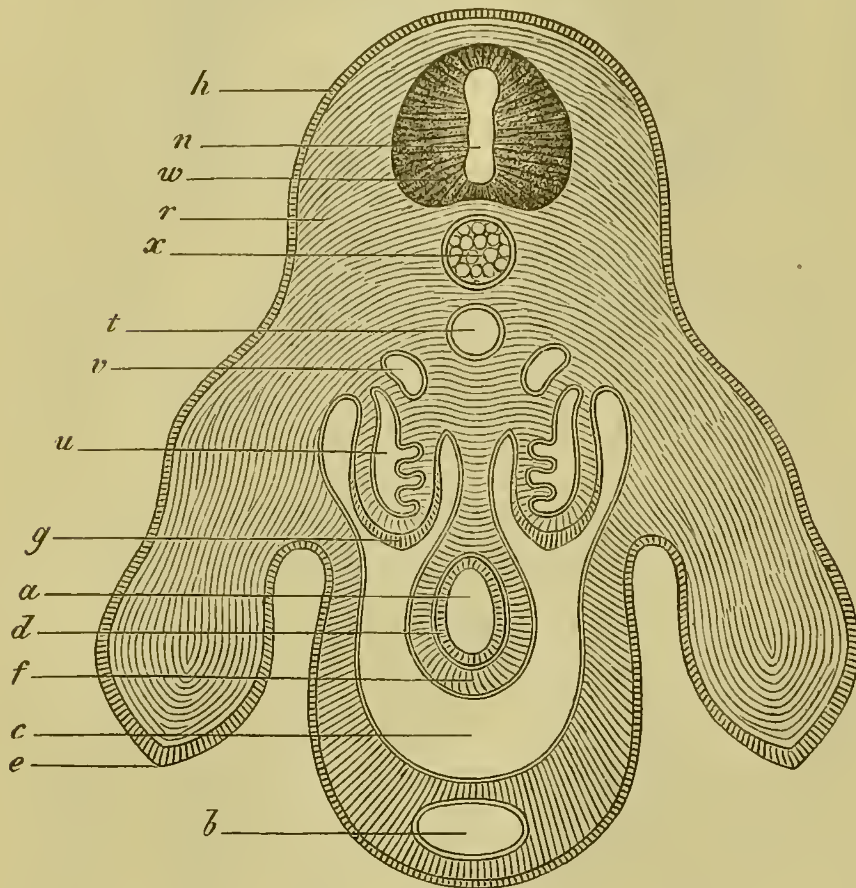


Fig. 412.

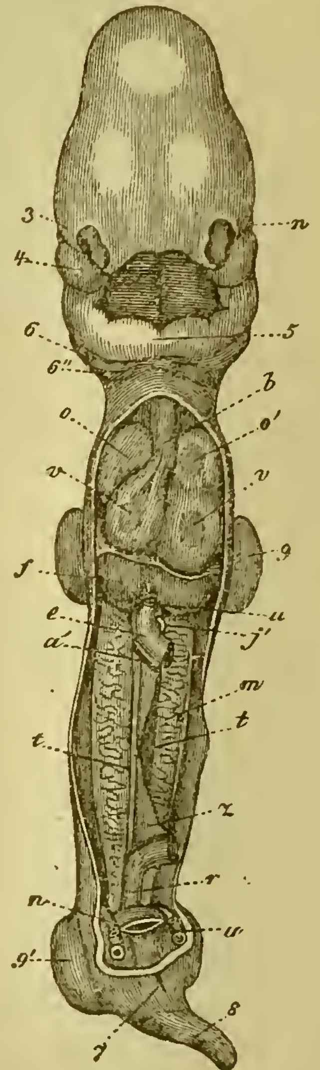

Fig. 413.

Fig. 412. **Querschnitt durch die Beckengegend und die Hinterbeine eines Hühner-Embryo** vom vierten Brütetage, etwa 40mal vergrössert. *h* Hornplatte. *w* Markrohr. *n* Canal des Markrohrs. *u* Urnieren. *x* Chorda. *e* Hinterbeine. *b* Allantois-Canal in der Bauchwand. *t* Aorta. *v* Cardinal-Venen. *a* Darm. *d* Darmdrüsenblatt. *f* Darmfaserblatt. *g* Keim-Epithel. *r* Rückenmuskeln. *c* Leibeshöhle oder Coelom. Nach WALDEYER.

Fig. 413. **Menschlicher Embryo**, vier Wochen alt, von der Bauchseite, geöffnet. Brustwand und Bauchwand sind weggeschnitten, so dass der Inhalt der Brusthöhle und Bauchhöhle frei liegt. Auch sind sämmtliche Anhänge (Amnion, Allantois, Dottersack) entfernt, ebenso der mittlere Theil des Darmes. *n* Auge. 3 Nase. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen. *ov* Herz (*o* rechte, *o′* linke Vorkammer; *v* rechte, *v′* linke Kammer). *b* Ursprung der Aorta. *f* Leber (*u* Nabelvene). *e* Darm (mit der Dotterarterie, bei *a′* abgeschnitten). *j′* Dottervene. *m* Urniere. *t* Anlage der Geschlechtsdrüse. *r* Enddarm (nebst dem Gekröse, *z*, abgeschnitten). *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene. 7 After. 8 Schwanz. 9 Vorderbein. 9′ Hinterbein. Nach COSTE.

Während wir in der Ausbildung der beiderlei Gonidien oder erotischen Sexual-Zellen und in ihrer Vereinigung bei der Befruchtung, das einzige wesentliche Moment der geschlechtlichen

Fortpflanzung erblicken müssen, finden wir doch daneben bei der grossen Mehrzahl der Thiere noch andere, zur Fortpflanzung thätige Organe vor. Die wichtigsten von diesen secundären Geschlechts-Organen sind die Ausführgänge (*Gonoductus*), welche zur Abführung der reifen Geschlechtszellen aus dem Körper dienen, und demnächst die Begattungs-Organe (*Copulativa*), welche die Uebertragung des befruchtenden Sperma von der männlichen Person auf die eierhaltige weibliche Person vermitteln. Die letzteren kommen gewöhnlich nur bei höheren Thieren verschiedener Stämme vor, und sind viel weniger allgemein verbreitet als die Ausführgänge. Allein auch diese sind secundär entstanden und fehlen vielen Thieren der niederen Gruppen. Hier werden die reifen Geschlechtszellen meistens direct nach aussen entleert. Bald treten sie unmittelbar durch die äussere Hautdecke nach aussen (Hydra und viele Hydroiden); bald fallen sie in die Magenhöhle und werden durch die Mundöffnung ausgeworfen (Gastraeaden, Spongien, viele Medusen und Korallen); bald fallen sie in die Leibeshöhle und werden durch ein besonderes Loch der Bauchwand (*Porus genitalis*) entleert. Das letztere ist bei vielen Würmern der Fall, aber auch noch bei den niedersten Wirbelthieren. Amphioxus zeigt die besondere Eigenthümlichkeit, dass die reifen Geschlechtsproducte zunächst in die Mantelhöhle fallen, von da (durch die Kiemenspalten) in den Kiemendarm, und von hier durch die Mundöffnung nach aussen (S. 421). Bei den Cyclostomen fallen dieselben in die Leibeshöhle und werden durch einen Porus genitalis ihrer Wand entleert; ebenso auch noch bei einigen Fischen. Diese belehren uns über die ältesten Verhältnisse, die bei unseren Vorfahren in dieser Beziehung bestanden. Hingegen finden wir bei allen höheren und bei den meisten niederen Wirbelthieren (wie auch bei den meisten höheren wirbellosen Thieren) in beiden Geschlechtern besondere röhrenförmige Ausführgänge der Geschlechtszellen oder „Geschlechtsleiter“ (*Gonoductus*). Beim weiblichen Geschlechte führen dieselben die Eizellen aus den Eierstöcken nach aussen ab und werden daher Eileiter genannt (*Oviductus* oder *Tubae Fallopiae*). Beim männlichen Geschlechte leiten diese Röhren die Spermazellen aus den Hoden nach aussen und heissen daher Samenleiter (*Spermaductus* oder *Vasa deferentia*).

Das ursprüngliche und genetische Verhalten dieser beiderlei Ausführgänge ist bei dem Menschen ganz dasselbe wie bei den übrigen höheren Wirbelthieren, und ganz verschieden von demjenigen der meisten wirbellosen Thiere. Während nämlich bei letzteren

meistens die Geschlechtsleiter unmittelbar von den Keimdrüsen oder von der äusseren Haut aus sich entwickeln, wird bei den Wirbelthieren zur Ausführung der Geschlechtsproducte ein selbstständiges Organ-System verwendet, welches ursprünglich eine ganz andere Bedeutung und Function besass, nämlich das Nierensystem oder die Harnorgane. Diese Organe haben ursprünglich und primär bloss die Aufgabe, unbrauchbare Stoffe in flüssiger Form aus dem Körper auszuscheiden. Das von ihnen bereitete flüssige Ausscheidungs-Product wird als Harn (*Urina*) bezeichnet und entweder unmittelbar durch die äussere Haut oder durch den letzten Abschnitt des Darmes nach aussen entleert. Erst in zweiter Linie, erst secundär nehmen die röhrenförmigen „Harnleiter" auch die Geschlechtsproducte aus dem Inneren auf und führen sie nach aussen ab. Sie werden so zu „Harngeschlechtsleitern" (*Ductus urogenitales*). Diese merkwürdige secundäre Vereinigung der Harnorgane und Geschlechtsorgane zu einem gemeinsamen „Harngeschlechtsapparat" oder „Urogenital-System" ist für die Kiefermäuler (*Gnathostoma*), die sechs höheren Klassen der Wirbelthiere, sehr charakteristisch. Sie fehlt jedoch noch den beiden niedersten Klassen. Um dieselbe richtig zu würdigen, müssen wir zunächst einen vergleichenden Blick auf die Einrichtung der Harnorgane überhaupt werfen.

Das Nierensystem oder „Harnsystem" (*Systema uropoeticum*) gehört zu den ältesten und wichtigsten Organ-Systemen des differenzirten Thierkörpers, wie schon früher gelegentlich hervorgehoben wurde (vergl. den XVII. Vortrag). Wir finden dasselbe nicht allein in den höheren Thierstämmen, sondern auch in dem älteren Stamme der Helminthen fast allgemein verbreitet vor. Hier treffen wir es sogar bei den niedersten und unvollkommensten Würmern an, die wir kennen, den Räderthierchen und Gastrotrichen (Fig. 368), sowie bei jenem wichtigen Stamm der Platoden, der zwischen Coelenterien und Bilaterien auf der Grenze steht (Fig. 244). Obgleich diese Plattenthiere noch keine wahre Leibeshöhle, kein Blut, kein Gefässsystem, keinen After besitzen, ist dennoch das Nierensystem allgemein bei ihnen vorhanden. Es besteht aus einem Paar einfacher oder verzweigter Canäle, die mit einer Zellenschicht ausgekleidet sind, unbrauchbare Säfte aus den Geweben aufsaugen und diese durch eine äussere Hautöffnung abführen (Fig. 244 *nm*). Nicht allein die freilebenden Strudelwürmer, sondern auch die parasitischen Saugwürmer, ja sogar die noch weiter entarteten Bandwürmer, welche in Folge parasitischer Lebensweise ihren Darmcanal verloren

haben, sind mit solchen „Harncanälen“ oder Nephridien ausgestattet. Gewöhnlich werden dieselben bei den Würmern als Ausscheidungs-Röhren oder „Excretions-Organe“ bezeichnet, früher auch oft als Wassergefässe. Dieselben können phylogenetisch als mächtig entwickelte schlauchförmige Hautdrüsen aufgefasst werden, sei es, dass dieselben durch Einstülpung des Hautblattes nach innen, oder umgekehrt durch nachträglichen Durchbruch der Leibeshöhle nach aussen entstanden sind. Bei den meisten Helminthen hat jedes Nephridium eine innere Oeffnung (mit Flimmertrichter) in die Leibeshöhle und eine äussere Mündung auf der Oberhaut.

Während bei diesen niedersten und ungegliederten Würmern nur ein einziges Paar Nierencanäle vorhanden ist, treten dieselben bei den höher stehenden gegliederten Würmern in grösserer Zahl auf. Bei den Ringelwürmern (*Annelides*), deren Körper aus einer grossen Zahl von Gliedern oder Metameren zusammengesetzt ist, findet sich in jedem einzelnen Gliede oder „Segmente“ ein Paar solcher Urnieren vor (daher „Segmental-Canäle oder Segmental-Organe“ genannt). Auch hier sind sie noch ganz einfache Röhren; wegen ihrer gewundenen oder schleifenartig zusammengelegten Form werden sie oft als „Schleifencanäle“ bezeichnet. Bei den meisten Anneliden, wie auch schon bei vielen Helminthen, kann man am Nephridium drei Abschnitte unterscheiden: einen äusseren muskulösen Ausführgang, einen drüsigen Mitteltheil und einen Innentheil, der sich durch einen Flimmertrichter in die Leibeshöhle öffnet. Diese Oeffnung ist mit strudelnden Flimmerhaaren ausgestattet und kann demnach unmittelbar die auszuscheidenden Säfte aus der Leibeshöhle aufnehmen und nach aussen abführen. Nun fallen aber bei diesen Würmern auch die Geschlechtszellen, die sich in einfachster Form an der Innenfläche der Leibeswand entwickeln, nach erlangter Reife in das Coelom hinein, werden ebenfalls von den trichterförmigen inneren Flimmer-Oeffnungen der Nierencanäle verschluckt und mit dem Harne nach aussen abgeführt. Die harnbildenden „Schleifencanäle“ oder „Urnieren“ dienen demnach bei den weiblichen Ringelwürmern zugleich als „Eileiter“, bei den männlichen als „Samenleiter“.

Sehr ähnlich diesen Segmental-Nieren der Anneliden, aber doch sehr wesentlich verschieden verhält sich das Nierensystem der Wirbelthiere. Die eigenthümliche Entwickelung desselben und seine Beziehungen zu den Geschlechtsorganen gehören zu den schwierigsten Aufgaben, welche uns die Morphologie dieses Stammes darbietet. Obwohl deren Lösung schon früher durch eine Reihe

ausgezeichneter Beobachter (JOHANNES MÜLLER, RATHKE, WILHELM MÜLLER, FÜRBRINGER u. A.) angebahnt war, ist sie doch erst durch die vergleichend-ontogenetischen Entdeckungen der letzten Jahre sehr weit gefördert worden, namentlich durch die wichtigen Untersuchungen von J. RÜCKERT und J. VAN WIJHE bei *Selachiern*, von THEODOR BOVERI bei *Amphioxus* und von RICHARD SEMON bei *Ichthyophis* (vergl. S. 788). Durch diese planvoll durchgeführten und im Lichte der Descendenz-Theorie kritisch-vergleichenden Forschungen sind uns viele merkwürdige Thatsachen palingenetisch verständlich geworden, welche man früher in der Ontogenie unseres Urogenital-Systems als räthselhafte Wunder anstaunte; und zugleich haben wir die cenogenetische Bedeutung mancher auffallender secundärer Abweichungen von dem ursprünglichen primären Bildungsgange verstehen lernen.

Werfen wir von diesem phylogenetischen, durch die neuesten Untersuchungen befestigten Standpunkte einen übersichtlichen Blick auf das Nierensystem der Vertebraten, so können wir allgemein drei verschiedene Formen desselben unterscheiden: 1. Vornieren oder Kopfnieren (*Protonephros*), 2. Urnieren oder Mittelnieren (*Mesonephros*), 3. Nachnieren oder Dauernieren (*Metanephros*). Diese drei Nierensysteme sind nicht fundamental verschieden und völlig getrennt, wie frühere Beobachter (z. B. SEMPER) irrthümlich annahmen, sondern sie stellen drei verschiedene Generationen eines und desselben Excretions-Apparates dar; sie entsprechen drei verschiedenen phylogenetischen Entwickelungsstufen und folgen in der Stammesgeschichte der Wirbelthiere dergestalt auf einander, dass jede jüngere und vollkommenere Generation weiter hinten im Körper sich entwickelt, und die zeitlich und räumlich vorhergehende, ältere und niedere Generation verdrängt. Die Vorniere oder „Kopfniere", zuerst von WILHELM MÜLLER 1875 bei den *Cyclostomen* und *Ichthyoden* genau beschrieben, bildet das einzige Excretions-Organ der Acranier (*Amphioxus*); sie besteht auch noch fort bei den Rundmäulern und einigen Fischen, kommt aber nur spurweise oder vorübergehend im Keime der sechs übrigen Vertebraten-Klassen zur Anlage. Die Urniere tritt zuerst bei den *Cyclostomen* hinter der Vorniere auf; sie hat sich von den *Selachiern* auf alle Gnathostomen vererbt. Bei den *Anamniern* ist sie zeitlebens als Harndrüse thätig; bei den *Amnioten* hingegen verwandelt sich ihr vorderer Theil („Germinal-Niere") in Organe des Geschlechts-Apparates, während aus dem Ende ihres hinteren Theiles („Urinal-Niere") die dritte Generation hervorsprosst,

die charakteristische „Dauerniere“ oder Nachniere der drei höheren Vertebraten-Klassen. Der ontogenetischen Reihenfolge, in welcher die drei Nierensysteme beim Embryo des Menschen und der höheren Wirbelthiere nach einander auftreten, entspricht ihre phylogenetische Succession in unserer Stammesgeschichte, und demgemäss auch im System der Wirbelthiere.

Da die segmentale Anlage und Structur der Nieren — ursprünglich je ein paar Schläuche auf jedes Körpersegment — sich bei den Vertebraten ähnlich verhält wie bei den Anneliden, hat man daraus irrthümlich auf eine nahe Stammverwandtschaft dieser beiden Gruppen geschlossen (S. 328, 507). Indessen liefert diese Metamerie dafür keinerlei Beweis; denn sie entspricht nur der allgemeinen Gliederung des Körpers, die sich auch bei den meisten anderen Organen des Körpers wiederholt, aber in beiden Gruppen auf ganz verschiedenen Wegen vollzieht (S. 351, 503). Ausserdem münden auch bei sämmtlichen Wirbelthieren alle Nierencanäle jederseits in einen einfachen Ausführgang, den Nephroduct; dieser fehlt den Anneliden vollständig. Hier mündet jeder einzelne Canal für sich auf der Haut aus.

Wie in der Morphologie jedes anderen Organ-Systems, so erscheint auch in derjenigen der Harn- und Geschlechts-Organe der unschätzbare *Amphioxus* als das wahre typische „Urwirbelthier“, als der einfache Schlüssel zu den verwickelten Geheimnissen im Körperbau des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Die Nieren des Amphioxus — erst 1890 von Boveri entdeckt — sind typische „Vornieren“, zusammengesetzt aus einer paarigen Reihe von kurzen Segmental-Canälchen (Fig. 207 *x*, S. 403). Die innere Mündung dieser Pronephridien geht in die mesodermale Leibeshöhle (in den Mitteltheil des Coeloms, *B*), die äussere Mündung in die exodermale Mantelhöhle oder Peribranchialhöhle (*C*). Sowohl durch ihre Lage, wie durch ihre Structur und ihre Beziehung zu den Kiemengefässen wird klar bewiesen, dass diese segmentalen Pronephridien den Anlagen der Vornieren bei den Cranioten entsprechen. Die Mantelhöhle aber, in welche sie einmünden, scheint dem Urnierengang der letzteren homolog zu sein.

Sehr interessante Aufschlüsse liefern uns auch die nächst höheren Wirbelthiere, die Cyclostomen. Beide Ordnungen dieser Klasse, sowohl die Myxinoiden als die Petromyzonten, besitzen noch die von den Acraniern geerbte Vorniere, erstere dauernd, letztere in der Jugend. Hinter ihr entwickelt sich aber bereits die Urniere, und zwar in typisch einfacher Form. Dieser merkwürdige, von

Johannes Müller entdeckte Bau der Mesonephros der Rundmäuler erklärt uns die verwickelte Nierenbildung der höheren Wirbelthiere. Wir finden nämlich zunächst bei den Myxinoiden (*Bdellostoma*) jederseits ein langgestrecktes Rohr, den „Vornierengang“ (*Nephroductus*, Fig. 414 *a*). Dieser mündet mit seinem vorderen Ende innen in das Coelom durch eine flimmernde trichterförmige Oeffnung, mit seinem hinteren Ende aussen durch eine Oeffnung der äusseren Haut. An seiner inneren Seite münden eine grosse Anzahl von kleinen Quercanälchen ein („Segmental-Canäle oder Urharn-Canälchen“, *b*). Jedes dieser letzteren endigt blind in eine blasenförmig aufgetriebene Kapsel (*c*), und diese umschliesst einen Blutgefässknäuel (*Glomerulus*, ein arterielles „Wundernetz“, Fig. 414 *Bc*). Einführende Arterien-Aestchen (*Vasa afferentia*) leiten arterielles Blut in die gewundenen Verästelungen des „Glomerulus“ hinein (*d*), und ausführende Arterien-Aestchen (*Vasa efferentia*) leiten dasselbe wieder aus dem Wundernetz heraus (*e*). Durch diese Wundernetzbildung unterscheiden sich die Urnierencanälchen (*Mesonephridia*) von ihren Vorläufern, den einfacheren, davor gelegenen Vornierencanälchen (*Protonephridia*). Ursprünglich nimmt der Vornierengang nur die ersteren, später erst die letzteren auf; so verwandelt er sich in den Urnierengang (*Segmental-Ductus*).

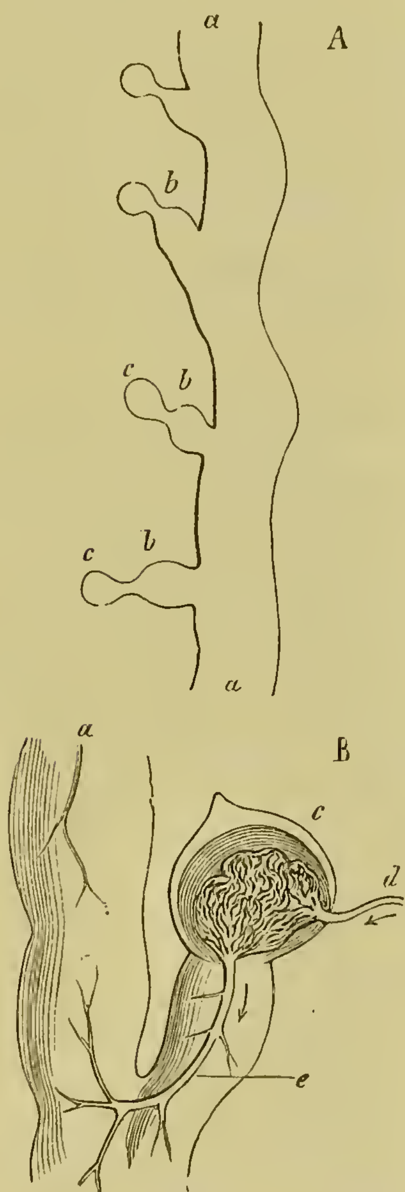


Fig. 414. *A* **Ein Stück Niere von Bdellostoma.** *a* Urnierengang (*Nephroductus*). *b* Segmental-Canäle oder Urharncanälchen (*Pronephridia*). *c* Nierenbläschen (*Capsulae Malpighianae*). — *B* Ein Stück derselben, stärker vergrössert. *c* Nierenbläschen mit dem *Glomerulus*. *d* Zuführende Arterie. *e* Abführende Arterie. Nach Johannes Müller.

Auch bei den Selachiern findet sich jederseits eine Längsreihe von Segmental-Canälen, welche aussen in die Urnierengänge einmünden (*Nephrotome*, S. 341). Die Segmental-Canäle (ein Paar in jedem Metamer des mittleren Körpertheiles) öffnen sich innen durch einen wimpernden Trichter frei in die Leibeshöhle. Aus der hinteren Gruppe dieser Organe bildet sich eine compacte Urniere,

während die vordere Gruppe an der Bildung der Geschlechtsorgane Theil nimmt. Die Querschnitte von Haifisch-Embryonen (Fig. 361, 362, S. 720) lehren uns, dass diese segmentalen Nephridien der Vertebraten ursprünglich die Verbindungs-Canäle zwischen den dorsalen und ventralen Coelomtaschen sind, zwischen dem Myocoel der Episomiten und dem Gonocoel der Hyposomiten (vergl. S. 337 und 319).

Ganz in derselben einfachsten Form, welche bei den Myxinoiden und theilweise bei den Selachiern zeitlebens bestehen bleibt, wird die Urniere beim Embryo des Menschen und aller übrigen Schädelthiere zuerst angelegt (Fig. 417, 418). Von den beiden Theilen, aus welchen sich die kammförmige Urniere zusammensetzt, tritt überall zuerst der longitudinale Ausführungsgang auf, der Nephroductus; erst nach ihm erscheinen im Mesoderm die transversalen

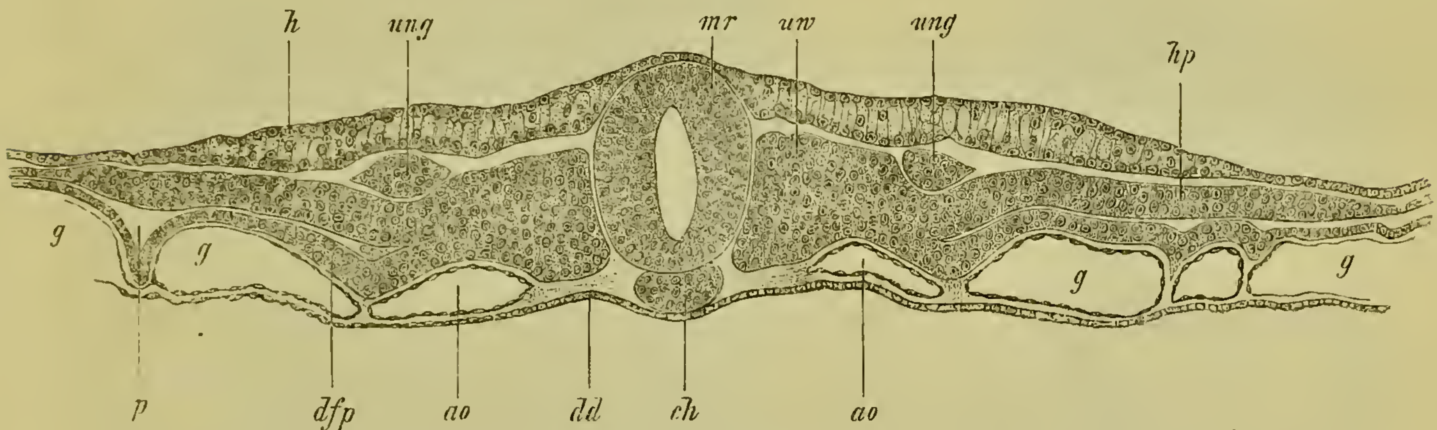


Fig. 415. **Querschnitt des Keimschildes von einem Hühnchen**, 42 Stunden bebrütet. Nach Kölliker. *mr* Medullarrohr. *ch* Chorda. *h* Hornplatte (Hautsinnesblatt). *ung* Urnierengang. *uw* Episomiten (dorsale Ursegmente). *hp* Hautfaserblatt (Parietalblatt der Hyposomiten). *dfp* Darmfaserblatt (Visceralblatt derselben). *ao* Aorta. *g* Gefässe. (Vergl. den Querschnitt des Enten-Keims Fig. 319, S. 656.)

Canälchen, die ausscheidenden Nephridien; und erst in dritter Linie treten zu diesen, als Coelom-Divertikel, die Malpighi'schen Bläschen mit den arteriellen Gefässknäueln. Der Urnierengang, welcher zuerst auftritt, erscheint im Keime aller Cranioten schon in jener frühen Periode, in welcher eben erst im Exoderm die Sonderung des Markrohrs von der Hornplatte, im Entoderm die Abschnürung der Chorda vom Darmblatte, und zwischen beiden Grenzblättern die Anlage der paarigen Coelomtaschen erfolgt ist (Fig. 415). Der Nephroduct (*ung*) erscheint hier jederseits, unmittelbar unter der Hornplatte, als ein langer, dünner, fadenartiger Zellenstrang. Bald höhlt er sich zu einem Canal aus, der gerade von vorn nach hinten zieht und auf dem Querschnitte des Embryo seine ursprüngliche Lage in der Lücke zwischen Hornplatte (*h*), Ursegmenten (*uw*) und Seitenplatten (*hpl*) deutlich zeigt. Ueber den ersten Ursprung dieses

„Urnierenganges“ wird noch gestritten, indem die einen Ontogenisten ihn vom Exoderm, die anderen vom Mesoderm ableiten; nach einer dritten Ansicht entsteht ursprünglich der vordere (innere) Theil des Nephroductus aus dem mittleren, der hintere (äussere) Theil aus dem äusseren Keimblatte. Die zukünftige Entscheidung über seinen ontogenetischen Ursprung wird auch seine phylogenetische Deutung beeinflussen. Wahrscheinlich ist der Urnierengang der Vertebraten den primären Nephridien der Helminthen homolog und demnach als

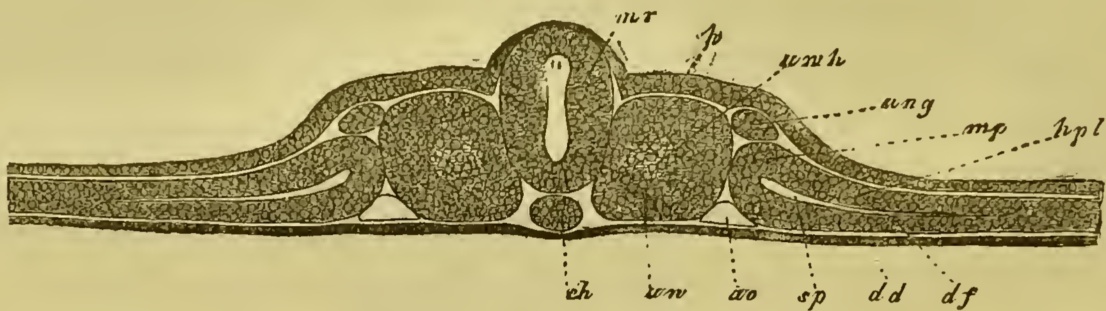


Fig. 416. Querschnitt durch den Embryo eines Hühnchens vom zweiten Brütetage. *h* Hornplatte. *mr* Markrohr. *ung* Urnierengang. *ch* Chorda. *uw* Urwirbelstrang. *hpl* Hautfaserblatt. *df* Darmfaserblatt. *mp* Gekrösplatte oder Mittelplatte (Verbindungsstelle beider Faserblätter). *sp* Leibeshöhle (Coelom). *ao* Primitive Aorta. *dd* Darmdrüsenblatt. Nach Kölliker.

„Wassergefäss“ oder „Stammniere“ (*Archinephros*) aufzufassen. Sehr wichtig ist seine Wanderung im Keimschilde der Amnioten (Fig. 416, 319). Frühzeitig verliert er hier seine oberflächliche Lage, wandert zwischen Urwirbelplatten und Seitenplatten hindurch nach innen hinein und kommt schliesslich an die innere Fläche der Leibeshöhle zu liegen (vergl. Fig. 132—141, S. 313, sowie Taf. IV, Fig. 4—8 *u*). Während dieser Wanderung des Urnierenganges entstehen an seiner inneren und unteren Seite eine grosse Anzahl von kleinen queren Canälchen (Fig. 417 *a*), entsprechend den segmentalen Pronephridien der Myxinoiden (Fig. 414 *b*). Am inneren Ende jedes „Urharncanälchens“ entsteht aus einem Aortenast ein arterielles Wundernetz, welches einen „Gefässknäuel“ (*Glomerulus*) bildet. Bisher nahm man an, dass der Glomerulus gewissermaassen das blasenförmig aufgetriebene innere Ende des Harncanälchens in sich selbst einstülpe. Jetzt hat aber Richard Semon in seiner ausgezeichneten Arbeit „über die morphologische Bedeutung der Urniere“ (1890) gezeigt, dass diese Annahme irrig war, und dass vielmehr jedes Malpighi'sche Nierenbläschen als eine Ausstülpung der Leibeshöhle anzusehen ist, als ein „Coelom-Divertikel“, in welches das innere Ende (der Flimmertrichter) eines Canälchens einmündet, und in welches ein Gefässknäuel von innen hineinwächst.

Indem sich die anfangs sehr kurzen Urharncanälchen verlängern und vermehren, erhält jede der beiden Urnieren die Form eines halbgefiederten Blattes (Fig. 418). Die Fiederblättchen werden durch die Harncanälchen (*u*), die Blattrippe durch den aussen davon gelegenen Urnierengang (*w*) dargestellt. Am Innenrande der Urniere ist jetzt bereits als ansehnlicher Körper die Anlage der neutralen Geschlechtsdrüse sichtbar (*g*). Das hinterste Ende des Urnierenganges mündet ganz hinten in den letzten Abschnitt des

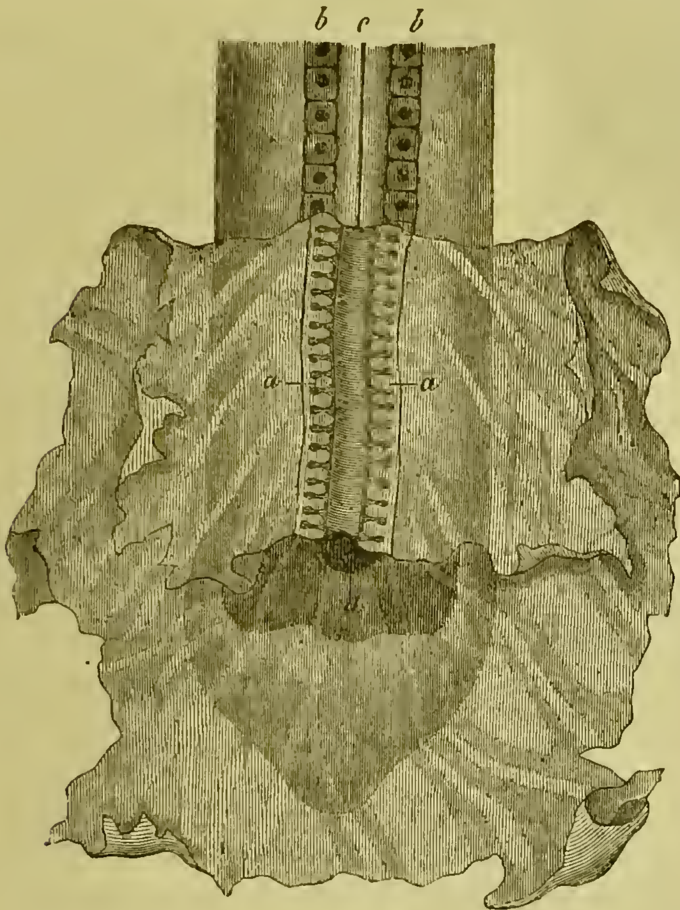


Fig. 417.

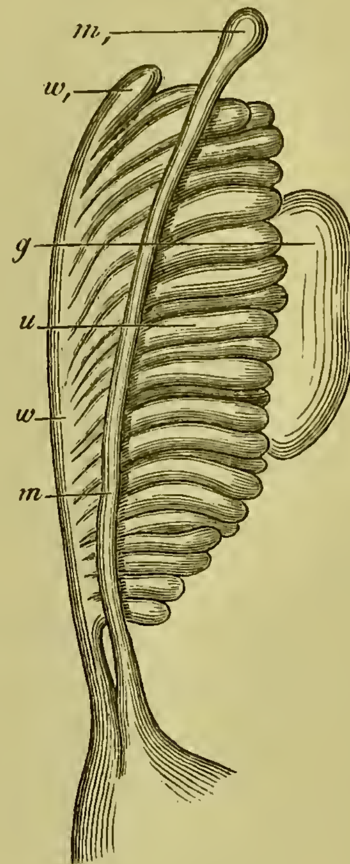


Fig. 418.

Fig. 417. **Urnieren-Anlage eines Hunde-Embryo.** Das hintere Körperende des Embryo ist von der Bauchseite gesehen und durch das Darmblatt des Dottersackes bedeckt, welches abgerissen und vorn zurückgeschlagen ist, um die Urnierengänge mit den Urharncanälchen (*a*) zu zeigen. *b* Urwirbel. *c* Rückenmark. *d* Eingang in die Beckendarmhöhle. Nach Bischoff.

Fig. 418. **Urniere eines menschlichen Embryo.** *u* Die Harncanälchen der Urniere. *w* Wolff'scher Gang. *w'* Oberstes Ende desselben (Morgagni'sche Hydatide). *m* Müller'scher Gang. *m'* Oberstes Ende desselben (Fallopische Hydatide). *g* Gonade (Neutrale Geschlechtsdrüse). Nach Kobelt.

Mastdarms ein, wodurch sich dieser zur Cloake gestaltet. Jedoch ist diese Einmündung der Urnierengänge in den Darmcanal phylogenetisch als ein secundäres Verhältniss zu betrachten. Ursprünglich münden sie, wie die Cyclostomen deutlich beweisen, ganz unabhängig vom Darmcanal durch die äussere Bauchhaut aus.

Während bei den Myxinoiden die Urnieren zeitlebens jene einfache kammförmige Bildung beibehalten und ein Theil derselben

auch bei den Urfischen bestehen bleibt, tritt sie bei allen übrigen Schädelthieren nur rasch vorübergehend im Embryo auf, als ontogenetische Wiederholung jenes uralten phylogenetischen Zustandes. Sehr bald gestaltet sich hier die Urniere durch üppige Wucherung, Verlängerung, Vermehrung und Schlängelung der Harncanälchen zu einer ansehnlichen compacten Drüse von langgestreckter, ovaler oder spindelförmiger Gestalt, die der Länge nach durch den grössten Theil der embryonalen Leibeshöhle hindurchgeht (Fig. 378 *m*, S. 745; Fig. 413 *m*). Sie liegt hier nahe der Mittellinie, unmittelbar unter der primitiven Wirbelsäule, und reicht von der Herzgegend bis zur Kloake hin. Rechte und linke Urniere liegen parallel, ganz nahe neben einander, nur durch das Gekröse oder Mesenterium von einander getrennt; jenes schmale dünne Blatt, welches den Mitteldarm an der unteren Fläche der Urwirbelsäule anheftet. Der Ausführgang jeder Urniere, der Urnierengang, verläuft an der unteren und äusseren Seite der Drüse nach hinten und mündet in die Kloake, ganz nahe an der Abgangsstelle der Allantois; später mündet er in die Allantois selbst (Fig. 185, S. 370).

Die Urniere oder Primordial-Niere wurde beim Embryo der Amnioten früher bald als „Wolff'scher Körper", bald als „Oken'scher Körper" bezeichnet. Sie fungirt überall eine Zeit lang wirklich als Niere, indem sie unbrauchbare Säfte aus dem Embryo-Körper aufsaugt, abscheidet und in die Kloake, sodann in die Allantois abführt. Hier sammelt sich der „Urharn" an, und die Allantois fungirt demnach bei den Embryonen des Menschen und der übrigen Amnioten wirklich als Harnblase oder „Urharnsack". Jedoch steht dieselbe in gar keinem genetischen Zusammenhang mit den Urnieren, ist vielmehr, wie Sie wissen, eine taschenförmige Ausstülpung aus der vorderen Wand des Enddarmes (Fig. 377 *u*, S. 744). Die Allantois ist daher ein Product des Darmblattes, während die Urnieren ein Product des Mittelblattes sind. Phylogenetisch müssen wir uns denken, dass die Allantois als beutelförmige Ausstülpung der Kloakenwand in Folge der Ausdehnung entstand, die der von den Urnieren ausgeschiedene und in der Kloake angesammelte Urharn veranlasste. Sie ist ursprünglich ein Blindsack des Mastdarmes (Taf. V, Fig. 15 *hb*). So ist offenbar die wahre Harnblase der Wirbelthiere zuerst unter den Dipneusten (bei Lepidosiren) aufgetreten und hat sich von da zunächst auf die Amphibien und von diesen auf die Amnioten vererbt. Beim Embryo der letzteren wächst sie weit aus der noch nicht geschlossenen Bauchwand hervor. Allerdings besitzen auch viele Fische schon

eine sogenannte „Harnblase". Allein diese ist weiter nichts als eine locale Erweiterung im unteren Abschnitte der Urnierengänge, also nach Ursprung und Zusammensetzung wesentlich von jener wahren Harnblase verschieden. Nur physiologisch sind beide Bildungen vergleichbar, also analog, weil sie dieselbe Function haben; aber morphologisch sind sie gar nicht zu vergleichen, also nicht homolog[188]). Die falsche Harnblase der Fische ist ein mesodermales Product der Urnierengänge; hingegen ist die wahre Harnblase der Dipneusten, Amphibien und Amnioten ein entodermaler Blindsack des Enddarms.

Bei allen *Anamnien*, bei den niederen, amnionlosen Schädelthieren (Cyclostomen, Fischen, Dipneusten und Amphibien) bleiben die Harnorgane insofern auf einer älteren Bildungsstufe stehen, als die Urnieren (*Protonephri*) hier zeitlebens als harnabscheidende Drüsen fungiren. Hingegen ist das bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen, die wir als Amnioten zusammenfassen, nur während des früheren Embryo-Lebens vorübergehend der Fall. Sehr bald entwickeln sich nämlich hier die nur diesen drei Klassen eigenthümlichen Nachnieren oder Dauernieren (*Renes* oder *Metanephri*), die sogenannten „bleibenden Nieren" oder secundären (eigentlich tertiären) Nieren. Sie stellen die dritte und letzte Generation der Vertebraten-Nieren dar. Die Dauernieren entstehen nicht (wie man lange Zeit glaubte) als ganz neue selbstständige Drüsen aus dem Darmrohr, sondern aus dem hintersten Abschnitte der Urnieren und des Urnierenganges. Hier wächst aus demselben, nahe seiner Einmündungsstelle in die Kloake, ein einfacher Schlauch, der secundäre Nierengang hervor, der sich nach vorn hin bedeutend verlängert. Mit seinem blinden oberen oder vorderen Theile verbindet sich ein drüsiges „Nierenblastem", welches einer Sonderung des hintersten Urnierenstückes seinen Ursprung verdankt. Diese „Nachnieren-Anlage" besteht aus gewundenen Harncanälchen mit Malpihgi'schen Bläschen und Gefässknäueln (ohne Flimmertrichter), von derselben Structur wie die segmentalen *„Mesonephridien"* der Urniere. Durch Wucherung dieser *„Metanephridien"* entsteht die compacte Nachniere, die beim Menschen und den meisten höheren Säugethieren die bekannte Bohnenform erhält, hingegen bei den niederen Säugethieren, Vögeln und Reptilien meist in viele Lappen getheilt bleibt. Indem die Dauernieren rasch wachsen und neben den Urnieren nach vorn wandern, löst sich zugleich ihr Ausführgang, der Harnleiter, ganz von seiner Ursprungsstätte, dem Hinterende des Urnierenganges, ab; er wandert auf die hintere Fläche der

Allantois hinüber. Anfangs mündet bei den ältesten Amnioten dieser Harnleiter (*Ureter*) noch vereint mit dem letzten Abschnitt des Urnierenganges in die Kloake ein, später getrennt von demselben und zuletzt getrennt vom Mastdarm in die bleibende Harnblase (*Vesica urinaria*). Diese letztere entsteht aus dem hintersten oder untersten Theile des Allantois-Stieles (*Urachus*), der sich vor der Einmündung in die Kloake spindelförmig erweitert. Der vordere oder obere Theil des Allantoisstieles, der in der Bauchwand des Embryo zum Nabel verläuft, verwächst später, und es bleibt nur ein unnützer strangförmiger Rest desselben als rudimentäres Organ bestehen: das ist das „unpaare Harnblasen-Nabelband" (*Ligamentum vesico-umbilicale medium*). Rechts und links von demselben verlaufen beim erwachsenen Menschen ein paar andere rudimentäre Organe: die seitlichen Harnblasen-Nabelbänder (*Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia*). Das sind die verödeten strangförmigen Reste der früheren Nabel-Arterien (*Arteriae umbilicales*, S. 382; Fig. 382 *a*).

Während beim Menschen, wie bei allen anderen Amnionthieren, die Urnieren dergestalt schon frühzeitig durch die Dauernieren verdrängt werden, und die letzteren später allein als Harnorgane fungiren, gehen doch keineswegs alle Theile der ersteren verloren. Vielmehr erlangen die Urnierengänge eine grosse physiologische Bedeutung dadurch, dass sie sich in die Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen verwandeln. Bei allen Kiefermäulern oder Gnathostomen — also bei allen Wirbelthieren von den Fischen aufwärts bis zum Menschen — entsteht nämlich schon sehr früh beim Embryo neben dem Urnierengange jederseits ein zweiter ähnlicher Canal. Gewöhnlich wird dieser letztere nach seinem Entdecker Johannes Müller als Müller'scher Gang (*Ductus Mülleri*), der erstere im Gegensatz dazu als Wolff'scher Gang (*Ductus Wolffii*) bezeichnet. Der erste Ursprung des Müller'schen Ganges ist noch dunkel; doch scheint die vergleichende Anatomie und Ontogenie zu lehren, dass er ursprünglich durch Abspaltung oder Differenzirung aus dem Wolff'schen Gange hervorgeht. Wahrscheinlich wird es am richtigsten sein, zu sagen: „der ursprüngliche, primäre Urnierengang (*Nephroductus*) zerfällt durch Differenzirung (oder longitudinale Spaltung) in zwei secundäre Urnierengänge: den Wolff'schen und den Müller'schen Gang." Der letztere (Fig. 418 *m*) liegt unmittelbar an der Innenseite des ersteren (Fig. 418 *w*). Beide münden hinten in die Kloake ein (vgl. die 50ste — 52ste Tabelle).

So unklar und unsicher die erste Entstehung des Urnierenganges und seiner beiden Spaltungs-Producte, des Müller'schen und des Wolff'schen Ganges ist, so klar und sicher gestellt ist ihr späteres Verhalten. Es verwandelt sich nämlich bei allen kiefermündigen Wirbelthieren, von den Urfischen bis zum Menschen aufwärts, der Wolff'sche Gang in den Samenleiter (*Spermaductus*) und der Müller'sche Gang in den Eileiter (*Oviductus*).

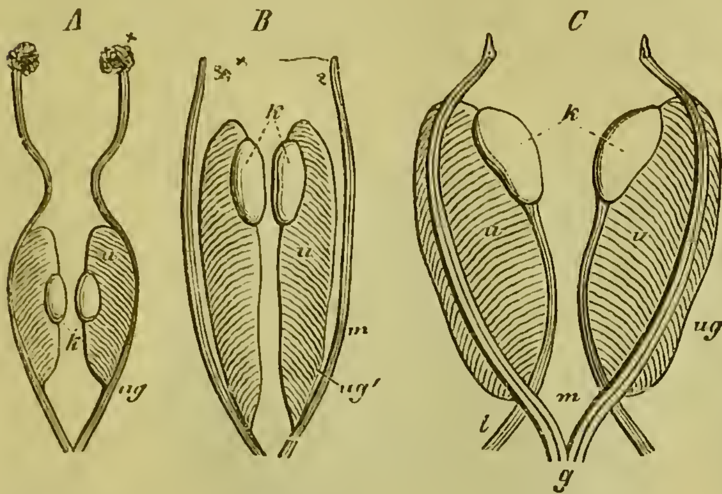


Fig. 419. Fig. 420. Fig. 421.

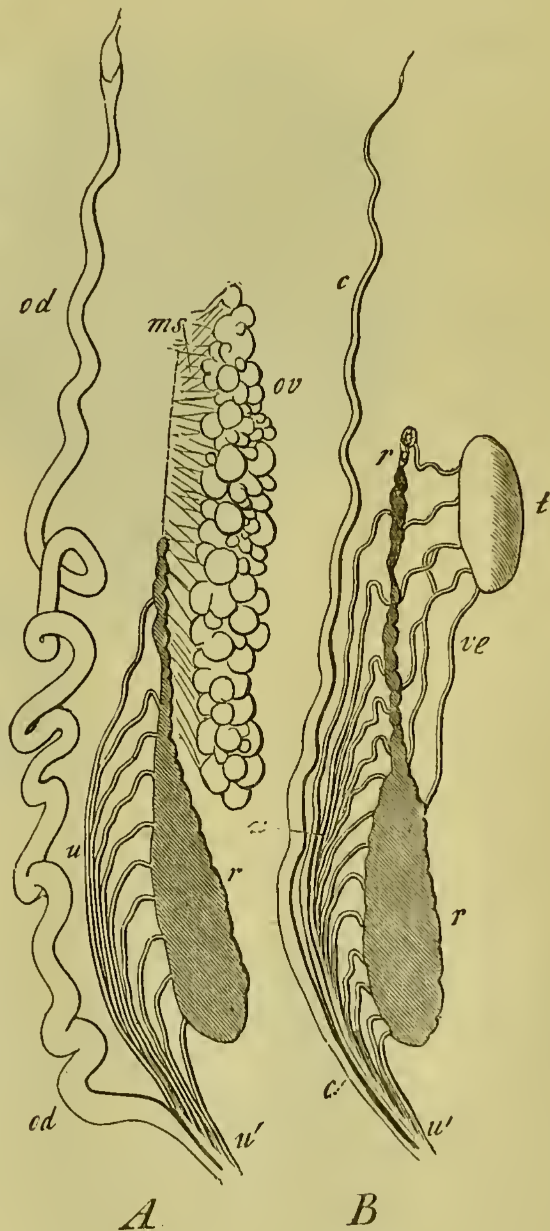


Fig. 422. Fig. 423.

Fig. 419, 420, 421. **Urnieren und Anlagen der Geschlechtsorgane.** Fig. 419 und 420 von Amphibien (Froschlarven): Fig. 419 früherer, Fig. 420 späterer Zustand. Fig. 421 von einem Säugethier (Rinds-Embryo). *u* Urniere. *k* Geschlechtsdrüse (Anlage des Hodens und Eierstocks). Der primäre Urnierengang (*ug* in Fig. 419) sondert sich (in Fig. 420. und 421) in die beiden secundären Urnierengänge: Müller'scher Gang (*m*) und Wolff'scher Gang (*ug'*), beide hinten im Genitalstrang (*g*) sich vereinigend. *l* Leistenband der Urniere. Nach Gegenbaur.

Fig. 422, 423. **Harnorgane und Geschlechtsorgane eines Amphibiums (Wassermolch oder Triton).** Fig. 422 von einem Weibchen. Fig. 423 von einem Männchen. *r* Urniere. *ov* Eierstock. *od* Eileiter und *c* Rathke'scher Gang, beide aus dem Müller'schen Gang entstanden. *u* Urharnleiter (beim Männchen zugleich als Samenleiter [*ve*] fungirend, unten in den Wolff'schen Gang (*u'*) einmündend. *ms* Eierstocks-Gekröse (Mesovarium). Nach Gegenbaur.

Bei beiden Geschlechtern bleibt nur einer derselben bestehen; der andere verschwindet ganz, oder nur Reste desselben bleiben als rudimentäre Organe übrig. Beim männlichen Geschlechte, wo sich die beiden Wolff'schen Gänge zu Spermaducten ausbilden, findet man oft Rudimente der Müller'schen Gänge, die ich als „Rathke-sche Canäle" bezeichnet habe (Fig. 423 *c*). Beim weiblichen

Geschlechte, wo umgekehrt die beiden Müller'schen Gänge sich zu den Oviducten ausbilden, bleiben Reste der Wolff'schen Gänge bestehen, welche den Namen der „Gartner'schen Canäle" führen.

Die interessantesten Aufschlüsse über diese merkwürdige Entwickelung der Urnierengänge und ihre Vereinigung mit den Geschlechtsdrüsen liefern uns die Amphibien (Fig. 419—423). Die erste Anlage der Urnierengänge und ihre Differenzirung in Müller-sche und Wolff'sche Gänge ist hier bei beiden Geschlechtern ganz

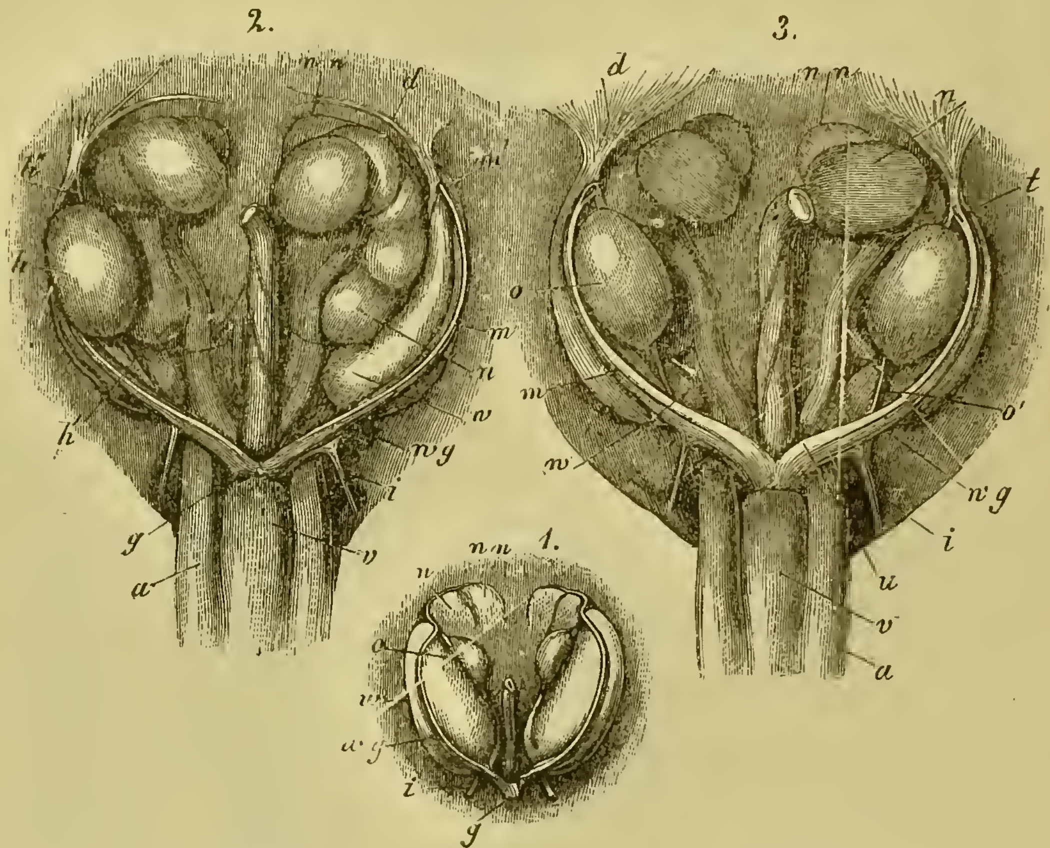


Fig. 424—426. **Harnorgane und Geschlechtsorgane von Rinds-Embryonen.** Fig. 424. Von einem $1^1/_2$ Zoll langen weiblichen Embryo; Fig. 425 von einem $^1/_2$ Zoll langen männlichen Embryo; Fig. 426 von einem $2^1/_2$ Zoll langen weiblichen Embryo. *w* Urniere. *wg* Wolff'scher Gang. *m* Müller'scher Gang. *m'* Oberes Ende desselben (bei *t* geöffnet). *i* Unterer verdickter Theil desselben (Anlage des Uterus). *g* Genitalstrang. *h* Hoden (*h'* unteres und *h''* oberes Hodenband). *o* Eierstock. *o'* Unteres Eierstocksband. *i* Leistenband der Urniere. *d* Zwerchfellband der Urniere. *nn* Nebennieren. *n* Bleibende Nieren; darunter die S-förmigen Harnleiter, zwischen beiden der Mastdarm. *v* Harnblase. *a* Nabelarterie. Nach Kölliker.

gleich, ebenso wie bei den Embryonen der Säugethiere (Fig. 421, 424). Bei den weiblichen Amphibien entwickelt sich der Müller-sche Gang jederseits zu einem mächtigen Eileiter (Fig. 422 *od*), während der Wolff'sche Gang zeitlebens als Harnleiter fungirt (*u*). Bei den männlichen Amphibien besteht hingegen der Müller'sche Gang nur noch als rudimentäres Organ ohne jede functionelle Bedeutung, als Rathke'scher Canal (Fig. 423 *c*); der Wolff'sche Gang

dient hier zwar auch als Harnleiter, aber gleichzeitig als Samenleiter, indem die aus dem Hoden (*t*) austretenden Samencanälchen (*ve*) in den vorderen Theil der Urniere eintreten und sich hier mit den Harncanälen vereinigen.

Bei den Säugethieren werden diese bei den Amphibien bleibenden Zustände vom Embryo in einer frühen Entwickelungs-Periode rasch durchlaufen (Fig. 421). An die Stelle der Urniere, die bei den amnionlosen Wirbelthieren zeitlebens das harnabscheidende Organ ist, tritt hier die Dauerniere. Die eigentliche Urniere selbst verschwindet grösstentheils schon frühzeitig beim Embryo, und es bleiben nur kleine Reste von derselben übrig. Beim männlichen Säugethiere entwickelt sich aus dem obersten Theile der Urniere der Nebenhoden (*Epididymis*); beim weiblichen Geschlecht entsteht aus demselben Theile ein unnützes rudimentäres Organ, der Nebeneierstock (*Epovarium*).

Sehr wichtige Veränderungen erleiden beim weiblichen Säugethiere die Müller'schen Gänge. Nur aus ihrem oberen Theile entstehen die eigentlichen Eileiter; der untere Theil erweitert sich zu einem spindelförmigen Schlauch mit dicker, fleischiger Wand, in welchem sich das befruchtete Ei zum Embryo entwickelt. Dieser Schlauch ist der Fruchtbehälter oder die Gebärmutter (*Uterus*). Anfangs sind die beiden Fruchtbehälter (Fig. 427 *u*) völlig getrennt und münden beiderseits der Harnblase (*vu*) in die Kloake ein, wie es bei den niedersten Säugethieren der Gegenwart, bei den Schnabelthieren, noch heute fortdauernd der Fall ist. Aber schon bei den Beutelthieren tritt eine Verbindung der beiderseitigen Müller'schen Gänge ein, und bei den Placentalthieren verschmelzen dieselben unten mit den rudimentären Wolff'schen Gängen zusammen in einen unpaaren „Geschlechtsstrang“ (*Funiculus genitalis*). Die ursprüngliche Selbstständigkeit der beiden Fruchtbehälter und der aus ihren unteren Enden hervorgehenden Scheidencanäle bleibt aber auch noch bei vielen niederen Placentalthieren bestehen, während

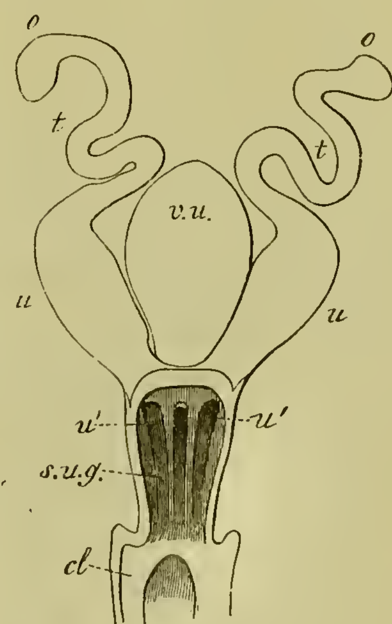


Fig. 427. Weibliche Geschlechtsorgane vom Schnabelthier (*Ornithorhynchus*, Fig. 271, S. 579). *o* Eierstöcke. *t* Eileiter. *u* Fruchtbehälter (Uterus). *sug* Harngeschlechtshöhle (*Sinus urogenitalis*); bei *u'* münden die Fruchtbehälter ein. *vu* Harnblase. *cl* Kloake. Nach Gegenbaur.

bei den höheren sich stufenweise ihre fortschreitende Verschmelzung zu einem einzigen unpaaren Organe verfolgen lässt. Von unten (oder hinten) her schreitet die Verwachsung nach oben (oder vorn) hin immer weiter. Während bei vielen Nagethieren (z. B. Hasen und Eichhörnchen) noch zwei getrennte Uteri in den bereits unpaar gewordenen, einfachen Scheidencanal einmünden, sind bei anderen Nagethieren, sowie bei den Raubthieren, Walfischen und Hufthieren, die unteren Hälften beider Uteri schon in ein unpaares Stück verschmolzen, die oberen Hälften (die sogenannten „Hörner") noch getrennt („zweihörniger Fruchtbehälter", *Uterus bicornis*). Bei den Fledermäusen und Halbaffen werden die oberen „Hörner" schon sehr kurz, während sich das gemeinsame untere Stück verlängert. Bei den Affen endlich wird, wie beim Menschen, die Verschmelzung beider Hälften vollständig, so dass nur eine einzige, einfache, birnförmige Uterus-Tasche existirt, in welche jederseits der Eileiter einmündet. Dieser einfache Uterus ist ein spätes Bildungs-Product, welches ausschliesslich den Affen und Menschen eigenthümlich zukömmt.

Auch bei den männlichen Säugethieren tritt dieselbe Verschmelzung der Müller'schen und Wolff'schen Gänge im unteren Theile ein. Auch hier bilden dieselben einen unpaaren „Geschlechtsstrang" (Fig. 425 *g*), und dieser mündet ebenso in die ursprüngliche „Harngeschlechtshöhle" (den *Sinus urogenitalis*), welche aus dem untersten Abschnitte der Harnblase (*v*) entsteht. Während aber beim männlichen Säugethiere die Wolff'schen Gänge sich zu den bleibenden Samenleitern entwickeln, bleiben von den Müller-schen Gängen nur unbedeutende Reste als rudimentäre Organe bestehen. Das merkwürdigste derselben ist der „männliche Fruchtbehälter" (*Uterus masculinus*), der aus dem untersten, unpaaren, verschmolzenen Theile der Müller'schen Gänge entsteht und dem weiblichen Uterus homolog ist. Er bildet ein kleines flaschenförmiges Bläschen ohne jede physiologische Bedeutung, welches zwischen beiden Samenleitern und Prostatalappen in die Harnröhre mündet (*Vesicula prostatica*).

Sehr eigenthümliche Veränderungen erleiden die inneren Geschlechtsorgane bei den Säugethieren bezüglich ihrer Lagerung. Ursprünglich liegen die Germinaldrüsen bei beiden Geschlechtern ganz innen, tief in der Bauchhöhle, am inneren Rande der Urnieren (Fig. 418 *g*, 421 *k*), an der Wirbelsäule durch ein kurzes Gekröse befestigt (*Mesorchium* beim Manne, *Mesovarium* beim Weibe). Aber nur bei den Monotremen bleibt diese ursprüngliche Lagerung der

Keimdrüsen (wie bei den niederen Wirbelthieren) bestehen. Bei allen anderen Säugethieren (sowohl Marsupialien als Placentalien) verlassen dieselben ihre ursprüngliche Bildungsstätte und wandern mehr oder weniger weit nach unten (oder hinten) hinab, der Richtung eines Bandes folgend, welches von der Urniere zur Leistengegend der Bauchwand geht. Dieses Band ist das „Leistenband der Urniere“, beim Manne als „HUNTER'sches Leitband“ (Fig. 428 *M*, *gh*), beim Weibe als „Rundes Mutterband“ (Fig. 428 *W*, *r*) bezeichnet. Bei letzterem wandern die Eierstöcke mehr oder weniger

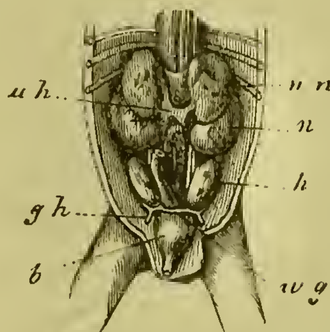


Fig. 428 *M.*

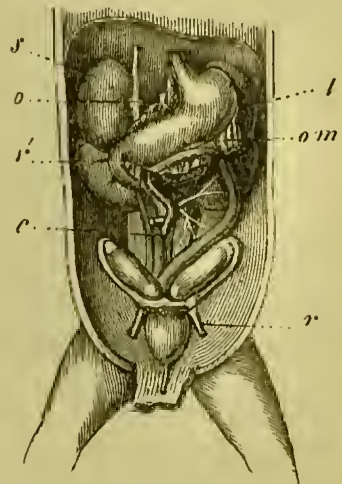


Fig. 428 *W.*

Fig. 428. **Ursprüngliche Lagerung der Geschlechtsdrüsen in der Bauchhöhle des menschlichen Embryo** (von drei Monaten). Fig. 428 *M.* Männchen (in natürlicher Grösse). *h* Hoden, *gh* Leitband des Hodens. *wg* Samenleiter. *b* Harnblase. *uh* Untere Hohlvene. *nn* Nebennieren. *n* Nieren. Fig. 428 *W.* Weibchen, etwas vergrössert. *r* Rundes Mutterband (darunter die Harnblase, darüber die Eierstöcke). *r'* Niere. *s* Nebennieren. *c* Blinddarm. *o* Kleines Netz. *om* Grosses Netz (zwischen beiden der Magen). *l* Milz. Nach KÖLLIKER.

weit gegen das kleine Becken hin oder treten ganz in dasselbe hinein. Bei ersterem wandert der Hoden sogar aus der Bauchhöhle heraus und tritt durch den Leistencanal in eine sackförmig erweiterte Falte der äusseren Hautdecke hinein. Indem rechte und linke Falte („Geschlechtswülste“) verwachsen, entsteht der Hodensack (*Scrotum*). Die verschiedenen Säugethiere führen uns die verschiedenen Stadien dieser Wanderung vor Augen. Beim Elephanten und den Walfischen rücken die Hoden nur wenig herunter und bleiben unterhalb der Nieren liegen. Bei vielen Nagethieren und Raubthieren treten sie in den Leistencanal hinein. Bei den meisten höheren Säugethieren wandern sie durch diesen hindurch in den Hodensack hinab. Gewöhnlich verwächst der Leistenkanal. Wenn derselbe aber offen bleibt, so können die Hoden periodisch in den Hodensack herabwandern und dann sich wieder zur Brunstzeit in die Bauchhöhle zurückziehen (so bei vielen Beutelthieren, Nagethieren, Fledermäusen u. s. w.).

Den Säugethieren eigenthümlich ist ferner die Bildung der äusseren Geschlechts-Organe, die als „Begattungs-Organe oder Copulations-Organe“ (*Copulativa*) die Uebertragung

des befruchtenden Sperma vom männlichen auf den weiblichen Organismus bei dem Begattungs-Acte vermitteln. Den meisten niederen Wirbelthieren fehlen solche Organe ganz. Bei den im Wasser lebenden (z. B. bei den Acraniern, Cyclostomen und den meisten Fischen) werden Eier und Samen einfach in das Wasser entleert, hier bleibt ihre Begegnung dem günstigen Zufalle überlassen, der die Befruchtung vermittelt. Hingegen erfolgt schon bei vielen Fischen und Amphibien, welche lebendige Junge gebären, eine directe Uebertragung des Samens vom männlichen auf den weiblichen Organismus, und dasselbe ist bei allen Amnioten (Reptilien, Vögeln und Säugethieren) der Fall. Ueberall münden hier ursprünglich die Harn- und Geschlechts-Organe in den untersten Abschnitt des Mastdarms ein, der somit eine „Kloake" bildet (S. 749). Unter den Säugethieren bleibt diese aber nur bei den Schnabelthieren zeitlebens bestehen, die wir eben deshalb als „Kloakenthiere" (*Monotrema*) bezeichneten (Fig. 427 *cl*). Bei allen übrigen Säugethieren entwickelt sich in der Kloake (beim menschlichen Embryo um die Mitte des dritten Monates) eine laterale Scheidewand, durch welche dieselbe in zwei getrennte Höhlen zerfällt. Die vordere Höhle nimmt den Harngeschlechts-Canal (*Sinus urogenitalis*) auf und vermittelt allein die Ausführung des

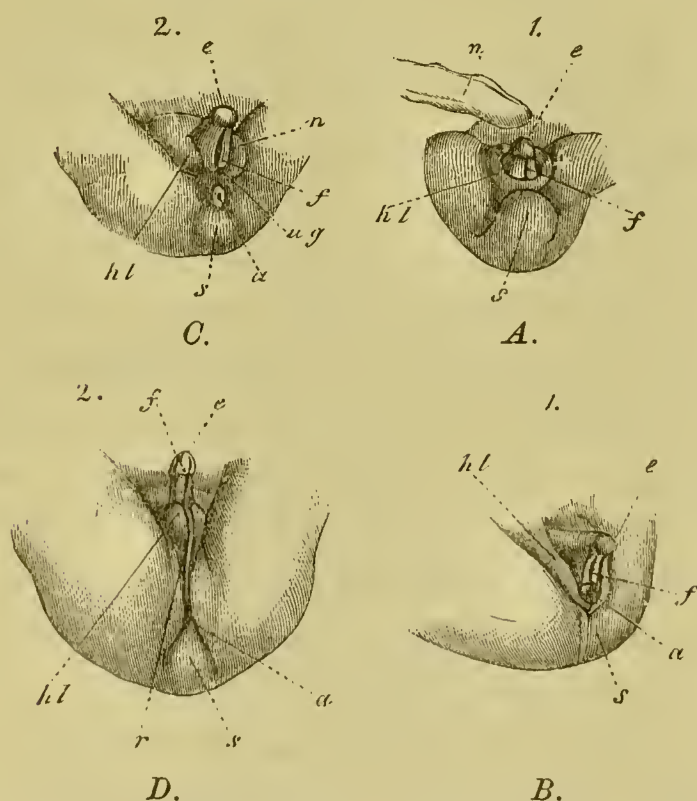


Fig. 429. Die äusseren Geschlechts-Organe des menschlichen Embryo. *A.* Neutraler Keim aus der achten Woche (2mal vergrössert; noch mit Kloake). *B.* Neutraler Keim aus der neunten Woche (2mal vergrössert; After von der Urogenitalöffnung getrennt). *C.* Weiblicher Keim aus der elften Woche. *D.* Männlicher Keim aus der vierzehnten Woche. *e* Geschlechtshöcker (Phallus). *f* Geschlechtsrinne. *hl* Geschlechtswülste (Tori). *r* Raphe (Naht des Penis und Scrotum). *a* After. *ug* Harngeschlechtsöffnung. *n* Nabelstrang. *s* Schwanz. Nach Ecker. Vgl. die 52ste Tabelle, S. 829.

Harns und der Geschlechts-Producte, während die dahinter gelegene „Afterhöhle" bloss die Excremente durch den After ausführt.

Schon bevor diese Scheidung bei den Beutelthieren und Placentalthieren eingetreten ist, erscheint die erste Anlage der

äusseren Geschlechtsorgane (*Genitalia*, S. 828). Zuerst erhebt sich am vorderen Umfang der Kloakenöffnung ein kegelförmiges Wärzchen, der Geschlechtshöcker (*Phallus*, Fig. 429 *A*, *e*. *B*, *e*.; Fig. 431 *gh*, 432—435 *p*). An der Spitze ist derselbe kolbig angeschwollen („Eichel", *Glans*). An seiner unteren Seite zeigt sich eine Furche, die Geschlechtsrinne (*Sulcus genitalis f*) und beiderseits derselben eine Hautfalte, der „Geschlechtswulst" (*Torus genitalis* (*hl*). Der Geschlechtshöcker oder Phallus ist das vorzüglichste Organ des „Geschlechtssinnes", und auf ihm breiten sich die Geschlechts-Nerven (*Nervi pudendi*) aus, welche vorzugsweise die specifischen Geschlechts-Empfindungen oder „Wollust-Gefühle" vermitteln (S. 662). Indem sich im Phallus durch eigenthümliche Blutgefäss-Umbildungen Schwellkörper (*Corpora cavernosa*) entwickeln, wird derselbe zeitweise fähig, anzuschwellen und als ein steifes Copulations-Organ die Begattung zu vermitteln. Beim Manne entwickelt sich der Phallus zur männlichen „Ruthe" (*Penis*, Fig. 429 *D*, *e*); beim Weibe zu dem viel kleineren „Kitzler" (*Clitoris*, Fig. 429 *Ce*); dieser wird nur bei einigen Affen (*Ateles*) ungewöhnlich gross. Auch eine „Vorhaut" (*Praeputium*) entwickelt sich als Hautfalte am vorderen Umfang des Phallus bei beiden Geschlechtern. Die Geschlechtsrinne an der Unterseite des Phallus nimmt beim Manne die Mündung des Harngeschlechts-Canals auf und verwandelt sich als Fortsetzung desselben durch Verwachsung ihrer beiden parallelen Ränder in einen geschlossenen Canal, die männliche Harnröhre (*Urethra masculina*). Beim Weibe geschieht dasselbe nur in wenigen Fällen (bei einigen Halbaffen, Nagethieren und Maulwürfen); gewöhnlich bleibt die Geschlechtsrinne hier offen, und die Ränder dieses „Scheiden-Vorhofs" (*Vestibulum vaginae*) entwickeln sich zu den kleinen Schamlippen. Die grossen Schamlippen des Weibes entwickeln sich aus den Geschlechtswülsten (*Tori genitales*), den beiden parallelen Hautfalten, welche beiderseits der Geschlechtsrinne auftreten. Beim Manne verwachsen diese letzteren zu dem geschlossenen unpaaren „Hodensack" (*Scrotum*). Bisweilen tritt diese Verwachsung nicht ein, und auch die Geschlechtsrinne kann offen bleiben (*Hypospadia*). In diesen Fällen gleichen die äusseren männlichen Genitalien den weiblichen, und solche Fälle sind oft irrthümlich als Zwitterbildung angesehen worden (falscher Hermaphroditismus).

Von diesen und anderen Fällen der „falschen Zwitterbildung" sind die viel selteneren Fälle des „wahren Hermaphroditismus" wohl zu unterscheiden. Dieser ist nur dann vorhanden,

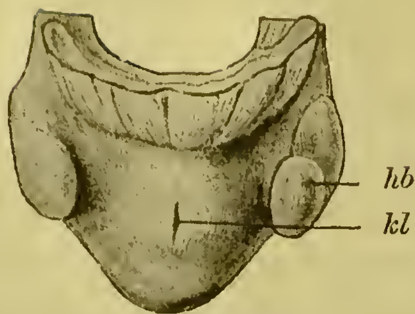


Fig. 430.

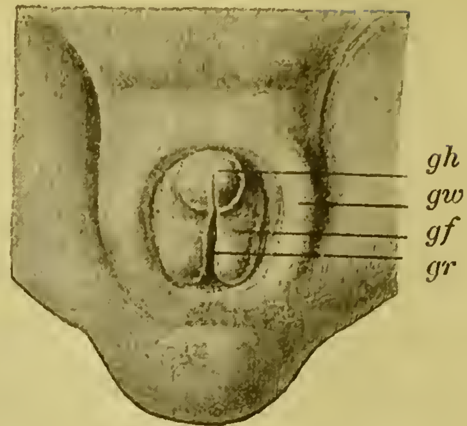


Fig. 431.

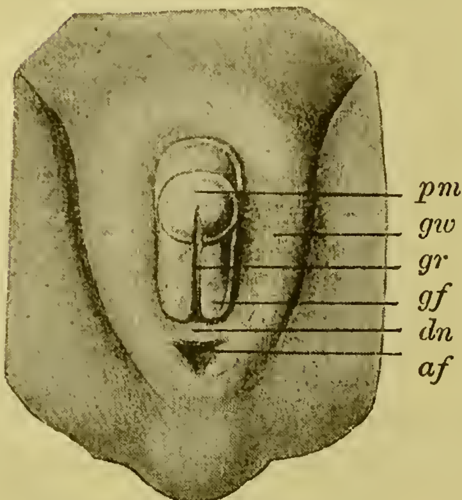


Fig. 432.

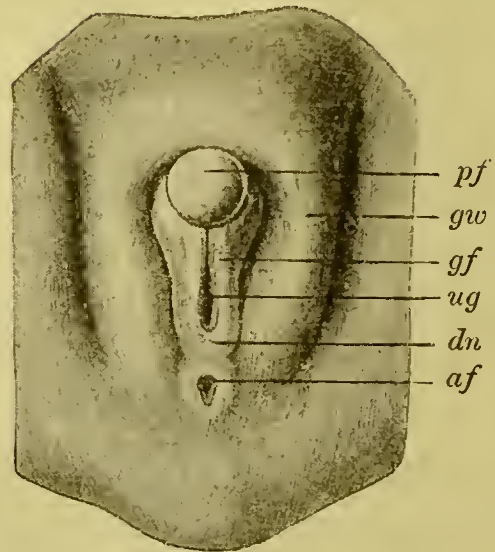


Fig. 433.

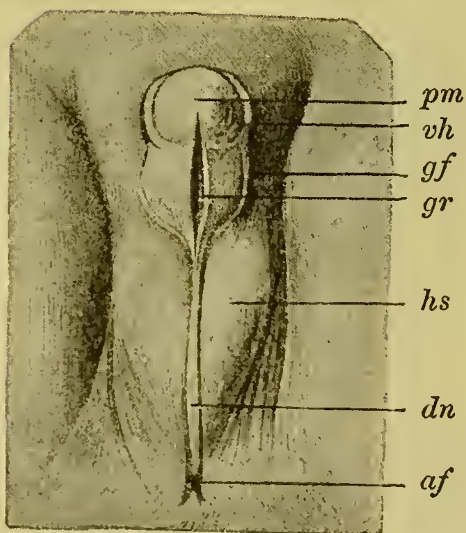


Fig. 434.

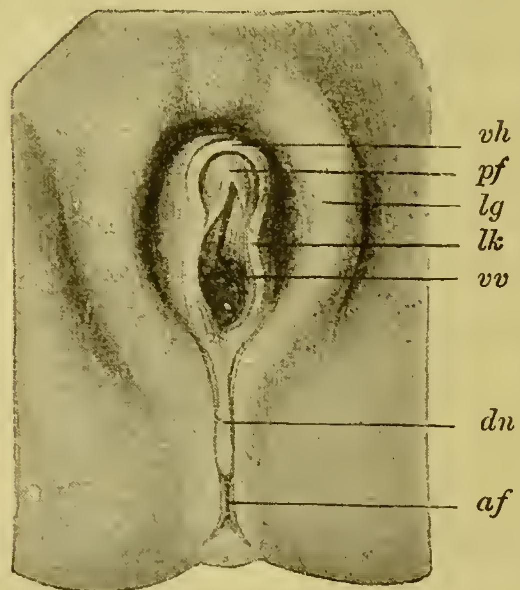


Fig. 435.

Fig. 430—435. **Entwickelung der äusseren Geschlechts-Organe im männlichen und weiblichen Menschen-Keime**, auf vier Bildungs-Stufen. Nach Ecker, Ziegler und Hertwig. Fig. 430 (sechs Wochen alt) und Fig. 431 (acht Wochen alt) stellen das Hinterende von zwei neutralen Keimen dar, an denen die Geschlechts-Verschiedenheit noch nicht sichtbar ist. Fig. 432 und 434 zeigen die Umbildung der neutralen Anlage im männlichen, Fig. 433 und 435 im weiblichen Geschlecht (Fig. 432 und 433 sind $2^1/_2$ Monat, Fig. 434 und 435 sind drei Monate alt). Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *kl* Kloake. *hb* Hinterbein. *gh* Geschlechtshöcker. *gr* Geschlechtsrinne. *gf* Geschlechtsfalte. *gw* Geschlechtswülste. *pm* Penis. *pf* Clitoris. *ug* Eingang zum Urogenital-Sinus (Scheiden-Vorhof oder Vestibulum vaginae, *vv*). *af* After. *dm* Damm. *dn* Dammnaht (Raphe perinei). *vh* Vorhaut (Praeputium). *hs* Hodensack Scrotum). *lg* Grosse Schamlippen. *lk* Kleine Schamlippen.

wenn die wesentlichsten Fortpflanzungsorgane, die beiderlei Keimdrüsen oder Gonaden, in einer Person vereinigt sind. Entweder ist dann rechts ein Eierstock, links ein Hoden entwickelt (oder umgekehrt); oder es sind auf beiden Seiten Hoden und Eierstöcke, die einen mehr, die andern weniger entwickelt. Da wahrscheinlich die ursprüngliche Geschlechts-Anlage bei allen Wirbelthieren hermaphroditisch war und nur durch Differenzirung der zwitterigen Anlage die Geschlechtstrennung entstanden ist, so bieten diese merkwürdigen Fälle keine theoretischen Schwierigkeiten dar. Sie kommen aber beim Menschen und den höheren Wirbelthieren nur selten vor. Hingegen finden wir den ursprünglichen Hermaphroditismus bei einigen niederen Wirbelthieren constant vor, so bei einigen Myxinoiden, bei manchen barschartigen Fischen (*Serranus*) und bei einzelnen Amphibien (Unken, Kröten). Hier hat häufig das Männchen am vorderen Ende des Hodens einen rudimentären Eierstock; hingegen besitzt das Weibchen bisweilen einen rudimentären, nicht functionirenden Hoden. Auch bei den Karpfen und einigen anderen Fischen kommt dies gelegentlich vor. Wie in den Ausführgängen bei den Amphibien Beziehungen zur ursprünglichen Zwitterbildung angedeutet sind, haben wir schon vorher gesehen.

Der Mensch zeigt uns in der Keimesgeschichte seiner Harn- und Geschlechts-Organe noch heute die Grundzüge ihrer Stammesgeschichte getreulich erhalten. Schritt für Schritt können wir die fortschreitende Ausbildung derselben beim menschlichen Embryo in derselben Stufenleiter verfolgen, welche uns die Vergleichung der Urogenitalien bei den Acraniern, Cyclostomen, Fischen, Amphibien, Reptilien und sodann weiter in der Reihe der Säugethiere, bei den Kloakenthieren, Beutelthieren und den verschiedenen Placentalthieren neben einander vor Augen führt (vergl. die 50ste — 52ste Tabelle). Alle Eigenthümlichkeiten in der Urogenitalbildung, durch welche sich die Säugethiere von den übrigen Wirbelthieren unterscheiden, besitzt auch der Mensch; und in allen speciellen Bildungs-Verhältnissen gleicht er den Affen, und am meisten den anthropoiden Affen. Als Beweis dafür, wie die speciellen Eigenthümlichkeiten der Säugethiere sich auch auf den Menschen vererbt haben, will ich schliesslich nur noch die übereinstimmende Art und Weise anführen, auf welche sich die Eier im Eierstock ausbilden. Die reifen Eier finden sich bei allen Säugethieren nämlich in besonderen Bläschen, die man nach ihrem Entdecker Regner de Graaf (1677) die „Graafschen Follikel“ nennt. Früher hielt man dieselben für die Eier selbst: diese wurden aber erst von Baer in den Graaf'schen Bläs-

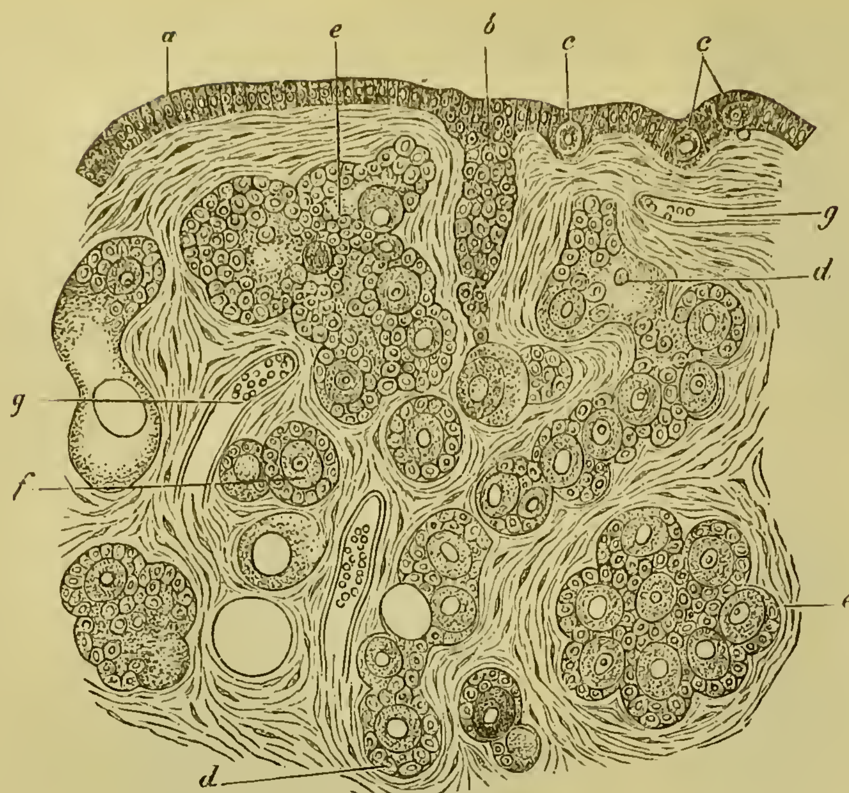


Fig. 436.



Fig. 437.

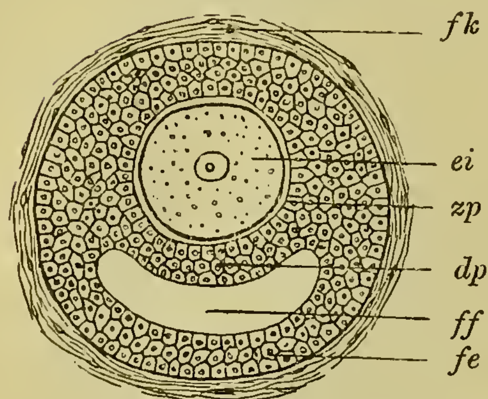


Fig. 438.

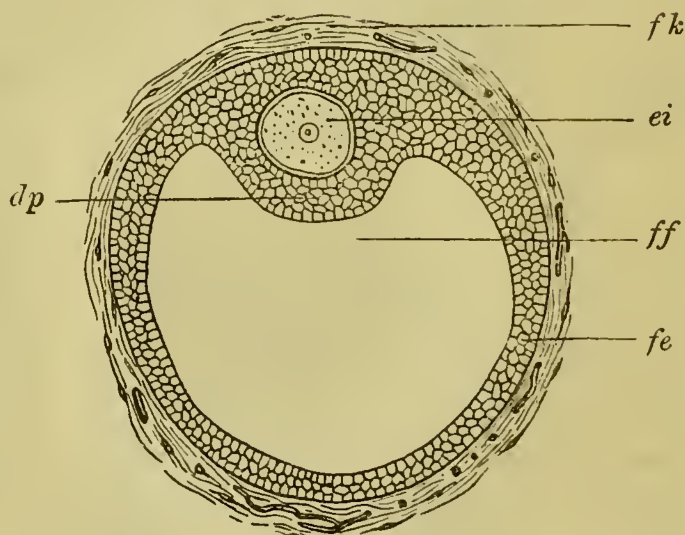


Fig. 439.

Fig. 436—440. **Entstehung der Eier des Menschen im Eierstock des Weibes.** Fig. 436. **Senkrechter Durchschnitt durch den Eierstock** eines neugeborenen Mädchens. *a* Eierstocks-Epithel. *b* Anlage eines Eierstranges. *c* Junge Eier im Epithel. *d* Langer Eierstrang mit Follikelbildung (Pflüger'scher Schlauch). *e* Gruppe von jungen Follikeln. *f* Einzelne junge Follikel. *g* Blutgefässe im Bindegewebe (Stroma) des Eierstockes. In den Strängen zeichnen sich die jungen Ur-Eier durch beträchtliche Grösse vor den umgebenden Follikel-Zellen aus. Nach Waldeyer.

Fig. 437. **Zwei junge Graaf'sche Bläschen** isolirt; bei 1. bilden die Follikel-Zellen noch eine einfache, bei 2. bereits eine doppelte Zellenschicht um das junge Ur-Ei; bei 2. beginnen dieselben das Ovolemma oder die Zona pellucida (*a*) zu bilden.

Fig. 438 und Fig. 439. **Zwei ältere Graaf'sche Bläschen,** in welchen die Ansammlung von Flüssigkeit innerhalb der excentrisch verdickten Epithel-Massen der Follikel-Zellen beginnt (Fig. 438 mit wenig, 439 mit viel Follikelwasser). *ei* Das junge Ei, mit Keimbläschen und Keimfleck. *zp* Ovolemma oder Zona pellucida. *dp* Eihügel oder Discus proligerus, gebildet aus angehäuften Follikelzellen, welche das Ei umhüllen. *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi), angesammelt innerhalb des geschichteten Follikel-Epithels (*fe*). *fk* Bindegewebige Faserkapsel des Graaf'schen Bläschens (Theca folliculi).

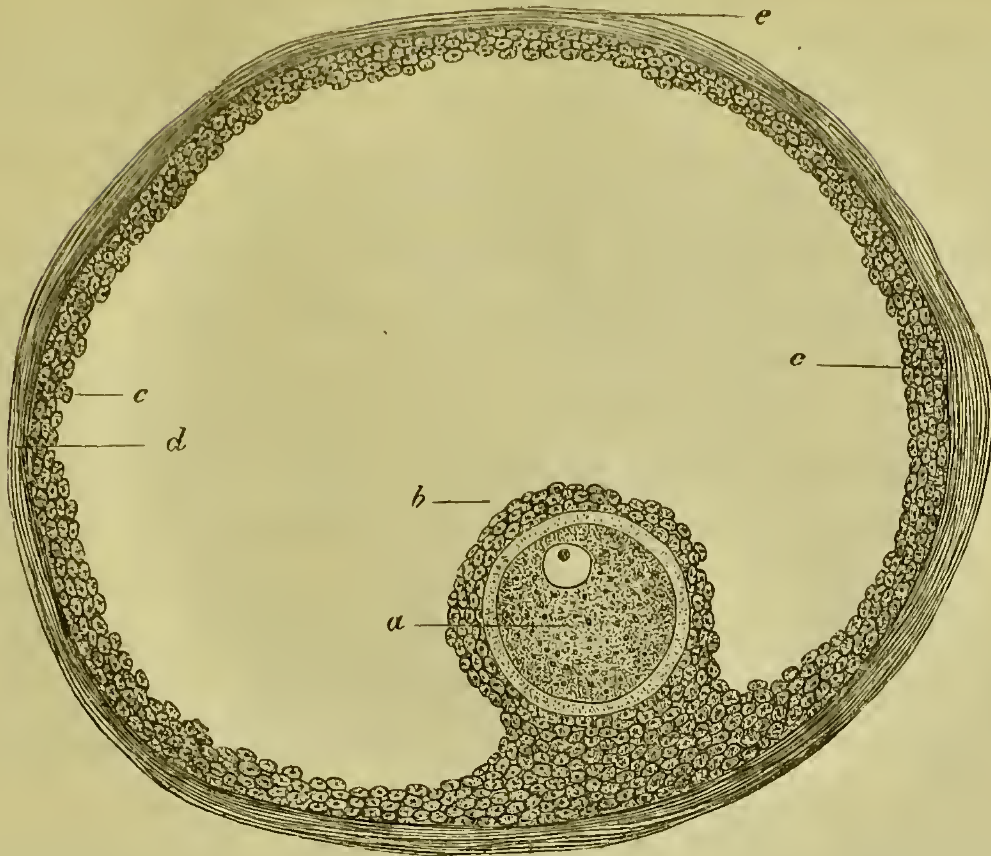


Fig. 440. **Ein reifer Graaf'scher Follikel des Menschen.** *a* Das reife Ei. *b* Die umschliessenden Follikel-Zellen („Keimhügel"). *c* Die Epithelzellen des Follikels. *d* Die Faserhaut des Follikels. *e* Aeussere Fläche desselben.

chen entdeckt (S. 46). Jeder Follikel (Fig. 440) besteht aus einer runden faserigen Kapsel (*d*), welche Flüssigkeit enthält und mit einer mehrfachen Zellenschicht ausgekleidet ist (*c*). An einer Stelle ist diese Zellenschicht knopfartig verdickt (*b*); dieser „Eihügel" umschliesst das eigentliche Ei (*a*). Der Eierstock der Säugethiere ist ursprünglich ein ganz einfaches länglich rundes Körperchen (Fig. 418 *g*), bloss aus Bindegewebe und Blutgefässen gebildet, von einer Zellenschicht überzogen, dem „Eierstocks-Epithel" oder weiblichen Keim-Epithel. Von diesem Germinal-Epithel aus wachsen Zellenstränge nach innen in das Bindegewebe oder „Stroma" des Eierstocks hinein (Fig. 436 *b*). Einzelne von den Zellen dieser Stränge oder „PFLÜGER'schen Schläuche" vergrössern sich und werden zu Eizellen (Ur-Eiern, *c*); die grosse Mehrzahl der Zellen aber bleibt klein und bildet um jedes Ei herum eine umhüllende und ernährende Zellenschicht, das sogenannte „Follikel-Epithel" (*e*).

Anfangs ist das Follikel-Epithel der Säugethiere einschichtig (Fig. 437, $_1$), später mehrschichtig ($_2$). Allerdings sind auch bei allen anderen Wirbelthieren die Eizellen von einer aus kleineren Zellen bestehenden Hülle, einem „Eifollikel", umschlossen. Aber nur bei den Säugethieren sammelt sich zwischen den wuchernden

Follikel-Zellen Flüssigkeit an und dehnt dadurch den Follikel zu einem ansehnlichen runden Bläschen aus, an dessen Wand innen das Ei excentrisch liegt (Fig. 438, 439). Der Mensch beweist auch hierdurch, wie durch seine ganze Morphologie, unzweifelhaft seine Abstammung von den Säugethieren.

Während bei niederen Wirbelthieren die Neubildung von Eiern im Keim-Epithel des Eierstocks das ganze Leben hindurch fortdauert, bleibt dieselbe bei den höheren auf die früheste Jugend oder selbst nur auf die Periode der embryonalen Entwickelung beschränkt. Beim Menschen scheint sie schon im ersten Lebensjahre aufzuhören; im zweiten sind keine neugebildeten Eier und Eierketten (oder „Pflüger'sche Schläuche") mehr nachzuweisen. Trotzdem ist die Zahl der Eier in beiden Eierstöcken schon beim kleinen Mädchen sehr gross; bei der geschlechtsreifen Jungfrau ist sie auf 72000 berechnet. Auch in der Eier-Production gleichen die Menschen zunächst den menschenähnlichen Affen.

Ueberhaupt gehört die Naturgeschichte der menschlichen Geschlechtsorgane zu denjenigen Theilen der Anthropologie, welche für den Ursprung des Menschengeschlechts aus dem Thierreiche die überzeugendsten Beweise liefern. Jeder, der die betreffenden Thatsachen kennt und dieselben unbefangen vergleichend beurtheilt, kann daraus allein schon die Ueberzeugung gewinnen, dass er von niederen Wirbelthieren abstammt. Der gröbere und feinere Bau, die Thätigkeit und die individuelle Entwickelung der Geschlechtsorgane verhält sich beim Menschen ganz ebenso wie bei den Affen. Das gilt ebenso von den männlichen wie von den weiblichen, ebenso von den inneren wie von den äusseren Genitalien. Die Unterschiede, welche sich in diesen Beziehungen zwischen dem Menschen und den menschenähnlichsten Affen finden, sind viel geringer als die Unterschiede, welche die verschiedenen Affen-Arten unter sich darbieten. Da nun aber alle Affen unzweifelhaft eines gemeinsamen Ursprungs sind, ergiebt sich daraus allein schon mit voller Sicherheit die Abstammung des Menschen vom Affen.

Fünfzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte des menschlichen Nieren-Systems.

I. Erste Stufe: **Stammniere (Archinephros).**

Die Niere wird bei den ungegliederten wirbellosen Vorfahren der Wirbelthiere durch ein paar einfache schlauchförmige Drüsencanäle im Mesoderm gebildet (vielleicht ursprünglich durch eine laterale Drüsenrinne der Oberhaut? Taf. IV, Fig. 5 – 8).

I A. **Stammniere der Platoden.**

Die Nieren der Plattenthiere, der ältesten Bilaterien, aussen durch die Oberhaut geöffnet, sind ursprünglich ein paar einfache Längs-Canäle im Mesoderm (Hautdrüsen?). Da eine Leibeshöhle bei den Platoden noch fehlt, besitzen die inneren Enden ihrer Stammnieren (Excretions-Röhren oder Wassergefässe) noch keine Mündung; auch ihre später auftretenden Aeste sind blind geschlossene „Flimmerkölbchen“.

I B. **Stammniere der Helminthen.**

Die paarigen schlauchförmigen Hautdrüsen verlängern sich in gewundene drüsige Canäle, deren inneres Ende sich durch einen Flimmertrichter in die Leibeshöhle öffnet.

I C. **Stammniere der Prochordonier.**

Mit der Sonderung des Körpers in Kopf und Rumpf (Kiemendarm und Leberdarm) tritt eine Sonderung der paarigen Stammnieren-Gänge in zwei Abschnitte ein: Kopfniere (die spätere „Vorniere“) und Rumpfniere (der spätere „Vornierengang“). Erstere mündet vorn durch einen *Flimmertrichter* in die Kopfhöhle, letztere hinten durch einen *Uroporus* nach aussen.

II. Zweite Stufe: **Vorniere: Protonephros.**

Die Niere unterliegt mit der beginnenden Gliederung des Wirbelthierkörpers (*Vertebration*) ebenfalls einer segmentalen Gliederung; die Höhle jedes Ursegmentes verbindet sich durch einen Vornieren-Canal (*Protonephridium*) mit dem Rumpfnierengang (jetzt Vornierengang, *Nephroductus* oder Segmental-Ductus).

II A. **Vorniere der Prospondylier.**

Die einfache Leibeshöhle jedes Ursegmentes bildet eine laterale Ausstülpung, welche aussen in den exodermalen Nephroductus mündet (vielleicht auch ursprünglich in eine laterale Längsrinne der Hornplatte, aus welcher erst durch Abschnürung der Nephroduct entstand? Vgl. Taf. IV, Fig. 5—8).

II B. **Vorniere der Acranier (Amphioxus).**

Nachdem jedes Ursegment durch eine laterale Einschnürung (Bildung des Frontal-Septum) in eine obere oder dorsale Coelomtasche (*Myotom*, Episomit) und eine untere oder ventrale Coelomtasche (*Gonotom*, Hyposomit) gesondert ist, mündet jeder Vornieren-

Canal mit einem inneren Flimmertrichter in ein Divertikel der letzteren, mit einer äusseren Mündung in den Nephroductus; letzterer ist bei Amphioxus zur Mantelhöhle (Peribranchial-Höhle) erweitert. In das Coelom-Divertikel, in welches der Flimmertrichter mündet, wächst eine segmentale Darmgefässschlinge hinein.

II C. **Vorniere der Cyclostomen.**

Die Vornieren bilden im hintersten Theile des Kopfabschnittes ein paar kleine, traubenförmige Drüsen, ursprünglich zusammengesetzt aus einer geringen Zahl von (meistens 3—4) segmentalen Schläuchen; diese *Pronephridien* münden mit ihren medialen Flimmertrichtern in das Kopfcoelom (oder die primäre Pericardialhöhle, *Cardiocoel*, S. 779), mit ihren lateralen Oeffnungen in das vordere Ende des Vornierenganges. Der Protonephros bleibt bei den Myxinoiden zeitlebens bestehen, während er bei den Petromyzonten schon in früher Jugend rückgebildet wird. Functionell tritt frühzeitig an seine Stelle die Urniere.

II D. **Vorniere der Gnathostomen.**

Die Vorniere tritt im Embryo aller kiefermündigen Schädelthiere, als Erbstück von den Cyclostomen, frühzeitig auf, hat aber meistens ihre physiologische Bedeutung ganz verloren und wird bald rückgebildet. Unter den Anamnien bleibt sie noch bisweilen bestehen bei Knochenfischen und entwickelt sich zu vorübergehender Bedeutung bei den Larven vieler Amphibien. Bei den Amnioten tritt sie als rudimentäres Organ ganz zurück (nach einigen neueren Angaben soll hier der innere Trichter des Müller'schen Ganges sich daraus entwickeln).

III. Dritte Stufe: **Urniere: Mesonephros.**

Die segmentale Vorniere (Protonephros) der ältesten und niedersten Wirbelthiere wird allmählich ersetzt und verdrängt durch eine zweite Generation von Nephridien, segmentalen Canälen, welche sich nach hinten, oben und aussen von den ersteren entwickeln; diese dorso-lateralen Urnierencanäle (*Mesonephridia*) münden ursprünglich — ganz ebenso wie ihre Vorgänger, die vor ihnen gelegenen ventro-medialen Vornierencanäle (*Protonephridia*) — innen mit Flimmertrichtern in die Leibeshöhle, aussen in den *Nephroductus*; dieser „Vornierengang" wird dadurch zum „Urnierengang".

III A. **Urniere der Cyclostomen.**

Während die kleine Vorniere als rudimentäre „Kopfniere", in das Kopfcoelom mündend, bestehen bleibt, entwickelt sich hinter ihr die lange Urniere als „Rumpfniere"; in einfachster und ursprünglichster Form bei *Bdellostoma*: zahlreiche kurze Segmental-Canäle münden mit dem inneren Flimmertrichter in das Coelom, mit dem äusseren Ende in den langen Vornierengang, der so zum Urnierengang wird. Bei den übrigen Cyclostomen (*Myxine*, *Petromyzon*) wird die Urniere voluminöser und complicirter.

III B. **Urniere der Anamnien (Ichthyoden).**

Bei allen Anamnien (den drei Klassen der Fische, Dipneusten und Amphibien) ist die Urniere (*Mesonephros*) allein als Harnorgan thätig. Die Vorniere tritt zwar im Embryo auf, wird aber frühzeitig rückgebildet, einige Knochenfische und Amphibien-Larven ausgenommen. Die Dauerniere fehlt noch. Die Flimmertrichter, mit denen ursprünglich die Urnieren-Canäle in die Bauchhöhle münden (*Nephrostomen*), bleiben bei vielen Selachiern und Amphibien bestehen. Bei diesen Gruppen sondert sich die compacte Urniere in einen vorderen Germinal-Theil (Geschlechtsniere) und einen hinteren Urinal-Theil (Beckenniere). Zugleich spaltet sich der Urnierengang (*Nephroductus*) in zwei parallele Gänge jederseits, einen inneren (medialen) Müller'schen Gang und einen äußeren (lateralen) Wolff'schen Gang. Ersterer fungirt als Eileiter, letzterer als Harn-Samenleiter.

III C. **Urniere der Amnioten.**

Bei allen Amnioten ist als Harnorgan nur die Dauerniere oder Nachniere thätig, die den fünf niederen Vertebraten-Klassen noch fehlt. Sie entsteht ursprünglich aus dem hintersten Abschnitt der Urniere und des Urnierenganges. Das vordere Genital-Stück der Urniere wird zum Nebenhoden (beim Weibe zu dem rudimentären Nebeneierstock).

IV. Vierte Stufe: **Dauerniere: Metanephros.**

Die segmentale Urniere (*Mesonephros*) der Anamnien oder Ichthyoden wird allmählich ersetzt und verdrängt durch eine dritte Generation von segmentalen Canälen, welche sich nach hinten von der ersteren entwickeln. Diese Nachnieren-Canäle (*Metanephridia*) setzen den Secretions-Apparat der Dauerniere zusammen (die Rindensubstanz mit den gewundenen Canälchen und den Malpighi'schen Bläschen); sie münden in den Ausführungs-Apparat, welcher aus der Marksubstanz (Pyramiden mit den geraden Canälchen, Nierenbecken und Harnleiter) sich zusammensetzt, und welcher aus dem hintersten Abschnitt des Urnierenganges hervorwächst. Die Flimmertrichter der Urniere sind bei der Nachniere verschwunden.

IV A. **Dauerniere der Reptilien.**

Die Dauerniere der älteren Amnioten liegt weit hinten im Becken, entsprechend ihrem phyletischen Ursprung aus dem hinteren Urinalstück der Urniere. Ihre Oberfläche ist ursprünglich gelappt.

IV B. **Dauerniere der Säugethiere.**

Die Dauerniere der jüngeren Amnioten rückt von hinten nach vorn. Ihre ursprüngliche Lappenbildung verschwindet bei den meisten Säugethieren, so dass die Oberfläche des bohnenförmigen Organs, wie beim Menschen, glatt erscheint.

Einundfünfzigste Tabelle.

Uebersicht über die Stammesgeschichte der menschlichen Geschlechts-Organe.

LIA. Erster Hauptabschnitt: Geschlechtsorgane und Harnorgane bleiben getrennt und haben keine Beziehung.

I. Erste Periode: **Gonaden der Gastraeaden.**

Die Sexualzellen oder *Gonidien* (Eizellen und Spermazellen) entwickeln sich aus ein paar lateralen Zellen des Urmundrandes: „Paarige Urzellen des Mesoderms“ (*Promesoblasten*), oder „Urgeschlechtszellen“ (*Progonidien*).

II. Zweite Periode: **Gonaden der Platoden.**

Aus den Urgeschlechtszellen des Properistoms entwickeln sich durch wiederholte Theilung ein paar laterale Zellenstränge (Mesoderm-Streifen), welche vom Urmund aus zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwachsen (Germinal-Leisten oder *primitive Gonaden*).

III. Dritte Periode: **Gonaden der Helminthen.**

Die soliden Mesoderm-Streifen höhlen sich vom Urdarm her aus und werden so zu einfachen paarigen Geschlechtstaschen (*primäre Coelom-Taschen*); ihr Hohlraum bildet die Anlage des *Coeloms* oder *Enterocoels*; das Coelom-Epithel ihrer Wand liefert die Geschlechtsproducte (Eizellen im vorderen, Spermazellen im hinteren Theile).

IV. Vierte Periode: **Gonaden der Prochordonier.**

Die paarigen Zwitterdrüsen sondern sich durch eine transversale Einschnürung in einen vorderen Eierstock (*Ovarium*) und einen hinteren Hoden (*Spermarium*). Später tritt Geschlechtstrennung (*Gonochorismus*) an die Stelle der Zwitterbildung (*Hermaphroditismus*), indem das Ovarium nur auf den einen (weiblichen) Theil der Nachkommenschaft vererbt wird, das Spermarium nur auf den anderen (männlichen) Theil.

V. Fünfte Periode: **Gonaden der Acranier.**

Indem die Gliederung des Vertebraten-Körpers, vom Muskelsystem der *Episomiten* ausgehend, beginnt, zerfallen auch die Gonaden der *Hyposomiten* jederseits in eine Reihe von Geschlechtsdrüsen, gleich den segmentalen Gonaden des *Amphioxus*.

VI. Sechste Periode: **Gonaden der Cyclostomen.**

Die segmentalen Anlagen der Geschlechtsdrüse (noch bei den Embryonen der Selachier vorhanden) verschmelzen schon frühzeitig im Keime jederseits zu einer einzigen einfachen Gonade. Die reifen Geschlechtsproducte fallen in die Leibeshöhle und werden durch ein Loch der Bauchwand entleert (einer hinter dem After befindlichen *Porus genitalis*).

LIB. Zweiter Hauptabschnitt: Geschlechtsorgane und Harnorgane werden vereinigt.

(Genital-System und Urinal-System sind zum „Urogenital-System" verschmolzen.)

VII. Siebente Periode: **Urogenitalien der Proselachier.**

Der Urnierengang (*Nephroductus*), welcher bei den fünf vorhergehenden Ahnen-Stufen nur als Harnleiter fungirte, wird jetzt zugleich zum Geschlechtsleiter und übernimmt in beiden Geschlechtern die Ausführung der Geschlechts-Producte.

VIII. Achte Periode: **Urogenitalien der Ganoiden.**

Der vordere Theil des Urnierenganges spaltet sich in zwei Canäle, von denen der innere oder mediale (Müller'scher Gang) als Geschlechtsleiter in beiden Geschlechtern fungirt (wie bei einigen Ganoiden), während der äussere oder laterale (Wolff'scher Gang) nur als Harnleiter thätig ist. Der hintere Theil des Nephroductus, der beide Gänge aufnimmt, ist vereinigter „Harngegeschlechtsleiter" (*Ductus urogenitalis*).

IX. Neunte Periode: **Urogenitalien der Dipneusten.**

Die Spaltung des Urnierenganges in zwei parallele Canäle jederseits wird vollständig. Der äussere Canal (Wolff'scher Gang) fungirt in beiden Geschlechtern als Harnleiter, und im männlichen zugleich als Samenleiter, während der Müller'sche Gang sich zum Eileiter entwickelt (so bei den jüngeren Selachiern und den Dipneusten). Aus der Bauchwand des Mastdarms wächst die unpaare Harnblase hervor (Lepidosiren).

X. Zehnte Periode: **Urogenitalien der Amphibien.**

Aus dem obersten Theile der sich rückbildenden Urniere entsteht beim männlichen Geschlechte der Nebenhoden, beim weiblichen Geschlechte der Nebeneierstock. Der Wolff'sche Gang fungirt bei beiden Geschlechtern noch als Harnleiter, beim männlichen zugleich als Samenleiter. Der Müller'sche Gang fungirt beim weiblichen Geschlecht als Eileiter; beim männlichen ist er rudimentäres Organ (Rathke'scher Gang).

XI. Elfte Periode: **Urogenitalien der Proreptilien.**

An Stelle der rückgebildeten Urniere tritt als Harnorgan die Dauerniere, welche sich am hinteren Ende der ersteren aus einem später gebildeten Ansatzstücke derselben entwickelt. In dieses „Metanephro-Blastem" wächst von hinten eine blindsackförmige Knospe des hintersten Nephroduct-Endes hinein, und entwickelt sich zum Harnleiter (Ureter). Die Harnblase wächst aus der Bauchöffnung des Embryo hervor und bildet die Allantois. Aus der Vorderwand der Kloake wächst der Geschlechtshöcker (Phallus) hervor, der sich beim Männchen zum Penis, beim Weibchen zur Clitoris entwickelt.

XII. Zwölfte Periode: **Urogenitalien der Monotremen.**

Der Hals der Harnblase (oder die Basis des Allantoisstieles) nimmt die Mündungen der secundären Urnierengänge und der Harnleiter auf und entwickelt sich zum Sinus urogenitalis. Das untere Ende des Eileiters erweitert sich jederseits zu einem muskulösen Fruchtbehälter (Uterus). Der Phallus erlangt die den Monotremen eigenthümliche Structur (Paarige Schwellkörper der Kloaken-Wand).

XIII. Dreizehnte Periode: **Urogenitalien der Marsupialien.**

Die Kloake zerfällt durch eine Scheidewand in vordere Harngeschlechtsöffnung (Apertura urogenitalis) und hintere Afteröffnung (Anus). Aus dem unteren Theile des Uterus geht jederseits ein Scheidencanal hervor. Die paarigen Schwellkörper der Monotremen (Corpora cavernosa urethrae) verschmelzen und verbinden sich mit zwei oberen Corpora cavernosa penis, welche von den Sitzbeinen entspringen. Der männliche Sinus urogenitalis wird zur Harnröhre. Die Eierstöcke und Hoden beginnen von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte herabzuwandern.

XIV. Vierzehnte Periode: **Urogenitalien der Halbaffen.**

Müller'sche Gänge und Wolff'sche Gänge verwachsen unten zum Geschlechtsstrange. Durch Verwachsung der beiden Fruchtbehälter im unteren Theile entsteht der Uterus bicornis. Ein Theil der Allantois verwandelt sich in die Placenta. Die Hoden wandern aus der Bauchhöhle durch den Leisten-Canal in ein paar Hautfalten (Geschlechtswülste) hinein, welche zum Hodensack (Scrotum) verwachsen.

XV. Fünfzehnte Periode: **Urogenitalien der Affen.**

Die beiden Fruchtbehälter verwachsen in ihrer ganzen Länge zu einem einfachen birnförmigen Uterus, wie beim Menschen. Die beiden Ränder der Geschlechtsrinne entwickeln sich zu den kleinen Schamlippen. Der Penis hängt frei von der Schambeinfuge herab und erlangt die besonderen Gestaltungs-Verhältnisse, wie bei den Menschenaffen und Menschen.

Zweiundfünfzigste Tabelle.

Uebersicht über die Homologien der Geschlechts-Organe in beiden Geschlechtern der Säugethiere.

LII A. Homologien der inneren Geschlechts-Organe (Germinalia).

G. Gemeinsame Anlage der inneren Geschlechts-Organe	M. Innere männliche Theile	W. Innere weibliche Theile
1. Keimdrüse (Germinaldrüse, *Gonade*)	1. Hoden (*Spermarium* oder *Testis*)	1. Eierstock (*Ovarium* oder *Oophoron*)
2. Ur-Eier-Ketten (indifferente Geschlechtszellen)	2. Samenampullen, Samen-Canälchen	2. Ei-Follikel (Graafsche Follikel)
3. Wolff'scher Gang (lateraler Urnierengang)	3. Samenleiter (*Spermaductus*, *Vas deferens*)	3. Gartner'scher Gang (rudimentärer Canal)
4a. Müller'scher Gang (medialer Urnierengang)	4a. Rathke'scher Gang (rudimentärer Canal bei den Amphibien)	4a. Eileiter (*Oviductus* oder *Tuba Fallopiae*)
4b. Vorderster (oberster) Theil des Müller'schen Ganges	4b. Hydatis Morgagni	4b. Hydatis Fallopiae
4c. Hinterster (unterster) Theil des Müller'schen Ganges	4c. Uterus masculinus (*Vesicula prostatica*)	4c. Uterus, Vagina (Gebärmutter, Scheide)
5. Ueberreste der Urniere (*Protonephros*, *Corpus Wolffii*)	5. Nebenhoden (*Epididymis*)	5. Nebeneierstock (*Epovarium*)
6. Leistenband der Urniere (*Ligamentum protonephro-inguinale*)	6. Hunter'sches Leitband (*Gubernaculum Hunteri*)	6. Rundes Mutterband (*Ligamentum uteri rotundum*)
7. Geschlechts-Gekröse (*Mesogonium*)	7. Hoden-Gekröse (*Mesorchium*)	7. Eierstocks-Gekröse (*Mesovarium*)

LII B. Homologien der äusseren Geschlechts-Organe (Genitalia).

G. Gemeinsame Anlage der äusseren Geschlechts-Organe	M. Aeussere männliche Theile	W. Aeussere weibliche Theile
8. Geschlechtshöcker (*Phallus*)	8. Mannesruthe (*Penis*)	8. Kitzler (*Clitoris*)
9. Vorhaut (*Praeputium*)	9. Männliche Vorhaut (*Praeputium penis*)	9. Weibliche Vorhaut (*Praeputium clitoridis*)
10. Geschlechtswülste (*Tori genitales*)	10. Hodensack (*Scrotum*)	10. Grosse Schamlippen (*Labia pudendi majora*)
11. Spalte zwischen beiden Geschlechtswülsten	11. Naht des Hodensackes (*Raphe scroti*)	11. Weibliche Schamspalte (*Vulva*)
12. Geschlechtsfalten (Ränder der Geschlechtsrinne, *Plicae genitales*)	12. Ventral-Wand der männlichen Harnröhre	12. Kleine Schamlippen (*Nymphae*, *Labia pudendi minora*)
13. Harngeschlechts-Canal (*Sinus urogenitalis*)	13. Harnröhre (*Urethra masculina*)	13. Scheidenvorhof (*Vestibulum vaginae*)
14. Anhangsdrüsen des Harngeschlechts-Canals	14. Cowper'sche Drüsen	14. Bartholini'sche Drüsen.

Erklärung einiger Tafeln.

Taf. I. (Titelbild.) Keimesgeschichte des menschlichen Antlitzes.

Diese Tafel zeigt die Veränderungen, welche unsere menschliche Gesichtsbildung während des individuellen Lebens erleidet. Das Antlitz ist von vorn (vol en face) gesehen. Vergl. hierzu Taf. XX und die Erläuterungen im XXV. Vortrage, von S. 665—670, insbesondere Fig. 321—330 nebst Erklärung.

Taf. XX. Keimesgeschichte des Säugethier-Antlitzes.

Die zwölf Figuren der Taf. XX stellen das Gesicht von vier verschiedenen Säugethieren auf drei verschiedenen Stufen der individuellen Entwickelung dar, und zwar MI—MIII vom Menschen, FI—FIII von der Fledermaus, KI—KIII von der Katze und SI—SIII vom Schafe. Die drei verschiedenen Entwickelungsstufen sind bei allen vier Säugethieren möglichst entsprechend gewählt, auf ungefähr gleiche Grösse reducirt und von vorn gesehen. Die Buchstaben bedeuten in allen Formen dasselbe und zwar: *a* Auge. *v* Vorderhirn. *m* Mittelhirn. *s* Stirnfortsatz. *k* Nasendach. *o* Oberkieferfortsatz (des ersten Kiemenbogens). *u* Unterkieferfortsatz (des ersten Kiemenbogens). *h* zweiter Kiemenbogen. *d* dritter Kiemenbogen. *r* vierter Kiemenbogen. *g* Gehörspalte (Rest der ersten Kiemenspalte). *z* Zunge. (Vergl. hierzu Taf. I und die Erläuterungen im XXV. Vortrage, von S. 665—670.)

Taf. XVIII und Taf. XIX.

Vorderfüsse (Carpomelen) und Hinterfüsse (Tarsomelen) von zwölf verschiedenen Säugethieren. Copirt aus Huxley, Elementary Atlas of Comparative Osteology. 1864 (Taf. X and XII).

1. **Mensch** (*Homo sapiens*).
2. **Gorilla** (*Gorilla gina*).
3. **Schimpanse** (*Troglodytes niger*).
4. **Orang** (*Satyrus orang*).
5. **Klammeraffe** (*Ateles belzebuth*).
6. **Krallaffe** (*Hapale jacchus*).
7. **Halbaffe** (*Lichanotus indri*).
8. **Bär** (*Ursus labiatus*).
9. **Schwein** (*Sus scrofa*).
10. **Nashorn** (*Rhinoceros indicus*).
11. **Rind** (*Bos taurus*).
12. **Pferd** (*Equus caballus*).

Taf. XVIII stellt den linken Vorderfuss (Hand) dar von sieben Primaten (Fig. 1—7), einem Raubthier (Fig. 8) und vier Hufthieren (Fig. 9—12). Taf. XIX stellt den linken Hinterfuss (Fuss) derselben zwölf Gattungen dar.

Handwurzelknochen (*Carpalia*).			Fusswurzelknochen (*Tarsalia*).		
a	Scaphoideum	= a *Radiale*	a	Astragalus	= a *Tibiale*
b	Lunatum	= b *Intermedium*	b	a + b	= b *Intermedium*
c	Triquetrum	= c *Ulnare*	c	Calcaneus	= c *Fibulare*
d	(Centrale)	= (*Centrale regr.*)	d	Naviculare	= d *Centrale*
e	Trapezium	= *Carpale* I	e	Cuneiforme I	= Tarsale I
f	Trapezoides	= *Carpale* II	f	Cuneiforme II	= Tarsale II
g	Capitatum	= *Carpale* III	g	Cuneiforme III	= Tarsale III
h	Hamatnm	= *Carpalia* IV + V.	h	Cuboides	= *Tarsalia* IV + V.

(Vergl. oben S. 694 u. 714.)

Dreissigster Vortrag.

Ergebnisse der Anthropogenie.

„Die Descendenz-Theorie ist ein allgemeines Inductions-Gesetz, welches sich aus der vergleichenden Synthese aller organischen Naturerscheinungen und insbesondere aus der dreifachen Parallele der phylogenetischen, ontogenetischen und systematischen Entwickelung mit absoluter Nothwendigkeit ergiebt. Der Satz, dass der Mensch sich aus niederen Wirbelthieren, und zwar zunächst aus echten Affen entwickelt hat, ist ein specieller Deductions-Schluss, welcher sich aus dem generellen Inductions-Gesetz der Descendenz-Theorie mit absoluter Nothwendigkeit ergiebt. Diesen Stand der Frage „von der Stellung des Menschen in der Natur" glauben wir nicht genug hervorheben zu können. Wenn überhaupt die Descendenz-Theorie richtig ist, so ist die Theorie von der Entwickelung des Menschen aus niederen Wirbelthieren weiter Nichts, als ein unvermeidlicher einzelner Deductions-Schluss aus jenem allgemeinen Inductions-Gesetz. Es können daher auch alle weiteren Entdeckungen, welche in Zukunft unsere Kenntnisse über die phyletische Entwickelung des Menschen noch bereichern werden, Nichts weiter sein, als specielle Verificationen jener Deduction, die auf der breitesten inductiven Basis ruht."

Generelle Morphologie (1866).

Mechanische Erklärung der Entwickelungs-Erscheinungen durch das biogenetische Grundgesetz. Vererbung von Anpassungen. Dysteleologie oder Unzweckmässigkeitslehre. Affen-Erbschaften des Menschen. Begründung der monistischen Philosophie durch die Anthropogenie.

Inhalt des dreissigsten Vortrages.

Rückblick auf den zurückgelegten Weg der Keimesgeschichte. Deutung der letzteren durch das biogenetische Grundgesetz. Ihre causale Beziehung zur Stammesgeschichte. Vererbung durch Anpassung erworbener Eigenschaften. Die rudimentären Organe des Menschen. Dysteleologie oder Unzweckmässigkeits-Lehre. Erbstücke von den Affen. Stellung des Menschen im natürlichen System des Thierreichs. Der Mensch als Wirbelthier und Säugethier. Specielle Stammverwandtschaft des Menschen und Affen. Die Zeugnisse der Affenfrage. Der göttliche Ursprung des Menschen. Adam und Eva. Entwickelungsgeschichte der Seele. Bedeutende Seelen-Unterschiede innerhalb einer einzigen Thierklasse. Säugethier-Seelen und Insekten-Seelen. Ameisen-Seele und Schildlaus-Seele. Menschen-Seele und Affen-Seele. Organ der Seelenthätigkeit: Centralnervensystem. Ontogenie und Phylogenie der Seele. Monistische und dualistische Seelen-Theorie. Vererbung der Seele. Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes für die Psychologie. Bedeutung der Anthropogenie für den Sieg der monistischen Philosophie. Natur und Geist. Naturwissenschaft und Geisteswissenschaft. Reform der Weltanschauung durch die Anthropogenie.

Litteratur:

Jean Lamarck, 1809. *Philosophie Zoologique.* (*Deutsche Uebersetzung von* **Arnold Lang**, 1879).

Charles Darwin, 1871. *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.*

Ernst Haeckel, 1866. *Generelle Morphologie der Organismen. I. Bd. Allgemeine Anatomie. II. Bd. Allgemeine Entwickelungsgeschichte.*

Carl Gegenbaur, 1883. *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* (*IV. Aufl.* 1890.)

Enrico Morselli, 1888. *L'uomo secondo la teoria delle' evoluzione.*

Achille de Giovanni, 1891. *Morfologia del Corpo Umano.*

Robert Wiedersheim, 1888. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit.*

Paul Topinard, 1888. *Anthropologie. Uebersetzt von Richard Neuhauss.*

August Weismann, 1885. *Die Continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Die Unsterblichkeit der Einzelligen u. s. w.*

Theodor Eimer, 1888. *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften.*

Lester F. Ward, 1891. *Neo-Darwinism and Neo-Lamarckism.*

Albert Oppel, 1891. *Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren.*

Paul Carus, 1891. *The Soul of Man. An investigation of the facts of physiological and experimental psychology.*

Charles Letourneau, 1880. *La Sociology d'après l'Ethnographie.*

Lester F. Ward, 1883. *Dynamic Sociology, or applied Social Science, as based upon statical Sociology and the less complex Sciences.* 2 *Voll.*

Friedrich von Hellwald, 1882. *Naturgeschichte des Menschen.*

Ernst Krause, (**Carus Sterne**), 1889. *Die allgemeine Weltanschauung in ihrer historischen Entwickelung.*

Ernst Haeckel, 1889. *Natürliche Schöpfungsgeschichte. Achte umgearbeitete und vermehrte Auflage.* (*Zwölf Uebersetzungen.*)

XXX.

Meine Herren!

Nachdem wir nunmehr das wunderbare Gebiet der menschlichen Entwickelungsgeschichte durchwandert und die wichtigsten Theile desselben kennen gelernt haben, ist es wohl angemessen, jetzt am Schlusse unserer Wanderung den zurückgelegten Weg zu überblicken, und anderseits einen Blick auf den weiteren Pfad der Erkenntniss zu werfen, zu welchem uns dieser Weg in Zukunft führen wird. Wir sind ausgegangen von den einfachsten Thatsachen der individuellen Entwickelungsgeschichte des Menschen; ontogenetischen Thatsachen, welche wir in jedem Augenblicke mittelst mikroskopischer oder anatomischer Untersuchung festzustellen und vorzuzeigen im Stande sind. Von diesen ontogenetischen Thatsachen ist die erste und wichtigste, dass jeder Mensch, wie jedes andere Thier, im Beginne seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle ist. Diese Eizelle zeigt dieselbe typische Formbeschaffenheit und Entstehungsweise, wie jedes andere Säugethier-Ei. Aus derselben entwickelt sich durch wiederholte Theilung eine vielzellige Keimblase (*Blastula*). Diese letztere verwandelt sich in einen Becherkeim (*Gastrula*) und dieser wiederum in eine Keimdarmblase (*Blastocystis*). Die beiden verschiedenen Zellenschichten, welche deren Wand zusammensetzen, sind die beiden primären Keimblätter: Hautblatt (Exoderm) und Darmblatt (Entoderm). Diese doppelblätterige Keimform ist die ontogenetische Wiederholung jener ausserordentlich wichtigen phylogenetischen Stammform aller Darmthiere, die wir mit dem Namen Gastraea bezeichnet haben. Da der Keim des Menschen, gleich dem der anderen Darmthiere, die Gastrula-Form durchläuft, so können wir auch seinen phylogenetischen Ursprung auf die Gastraea zurückführen. Indem wir die Keimesgeschichte der zweiblätterigen Keimform weiter verfolgten, sahen wir, dass zunächst zwischen den zwei ursprünglichen Keimblättern ein drittes entsteht, das Mittelblatt oder Mesoderm; indem

dieses sich in zwei Blätter spaltet, kommt es zur Bildung von vier secundären Keimblättern. Diese haben beim Menschen genau dieselbe Zusammensetzung und genetische Bedeutung, wie bei allen anderen Wirbelthieren. Aus dem Hautsinnesblatte entwickelt sich die Oberhaut und das Central-Nervensystem, sowie der wichtigste Theil der Sinnesorgane. Das Hautfaserblatt bildet die Lederhaut und die Bewegungs-Organe, Skelet und Muskelsystem. Aus dem Darmfaserblatt entsteht das Gefässsystem und die fleischige Darmwand. Das Darmdrüsenblatt endlich bildet bloss das Epithelium oder die innere Zellenschicht der Darmschleimhaut und der Darmdrüsen.

Die Art und Weise, wie diese verschiedenen Organsysteme aus den vier secundären Keimblättern entspringen, ist beim Menschen von Anfang an im Wesentlichen dieselbe, wie bei allen anderen Wirbelthieren. Bei der Keimesgeschichte jedes einzelnen Organes überzeugten wir uns davon, dass der menschliche Keim diejenige specielle Richtung der Differenzirung und Formbildung einschlägt, welche ausserdem nur bei den Wirbelthieren gefunden wird. Innerhalb dieses grossen Thierstammes haben wir dann Schritt für Schritt und Stufe für Stufe die weitere Ausbildung verfolgt, welche sowohl der ganze Körper als alle einzelnen Theile desselben erfahren. Diese höhere Ausbildung erfolgt beim Embryo des Menschen in derjenigen besonderen Form, welche nur den Säugethieren eigenthümlich ist. Endlich haben wir gesehen, dass selbst innerhalb dieser Klasse die verschiedenen phylogenetischen Entwickelungsstufen, welche das natürliche System der Säugethiere unterscheidet, den verschiedenen ontogenetischen Bildungsstufen entsprechen, welche der menschliche Embryo bei seiner weiteren Entwickelung durchläuft. Dadurch wurden wir in den Stand gesetzt, die Stellung des Menschen im Systeme dieser Klasse näher zu bestimmen und demgemäss sein Verwandtschafts-Verhältniss zu den verschiedenen Säugethier-Ordnungen festzustellen.

Der Weg der Schlussfolgerung, den wir bei der Deutung dieser ontogenetischen Thatsachen betraten, war einfach die consequente Ausführung des biogenetischen Grundgesetzes. Dabei haben wir beständig die bedeutungsvolle Unterscheidung zwischen den palingenetischen und den cenogenetischen Erscheinungen durchzuführen gesucht. Nur die Palingenesis oder die „Auszugsentwickelung" gestattet uns einen unmittelbaren Rückschluss von der beobachteten Keimform auf die durch Vererbung übertragene Stammform. Hingegen wird dieser Rückschluss mehr oder minder

gefährdet, sobald durch neue Anpassungen die Cenogenesis oder „Störungsentwickelung“ zur Geltung gelangt. Von der Anerkennung dieser höchst wichtigen Beziehungen hängt das ganze Verständniss der individuellen Entwickelungsgeschichte ab. Hier stehen wir an der Scheide, wo sich neue und alte Naturforschung, neue und alte Weltanschauung entschieden trennen. Die gesammten Ergebnisse der neueren morphologischen Forschung drängen uns mit unabwendbarer Gewalt zu der Anerkennung jenes biogenetischen Grundgesetzes und seiner weitreichenden Consequenzen. Freilich sind diese mit der hergebrachten mythologischen Weltanschauung und mit den mächtigen, in früher Jugend uns durch den theosophischen Schulunterricht eingeimpften Vorurtheilen unvereinbar. Aber ohne das biogenetische Grundgesetz, ohne die Unterscheidung der Palingenesis und Cenogenesis, und ohne die Descendenz-Theorie, auf die wir dieselbe stützen, sind wir gar nicht im Stande, die Thatsachen der organischen Entwickelung überhaupt zu begreifen; ohne sie vermögen wir auch nicht den geringsten Schimmer einer Erklärung auf dieses ganze wunderbare Erscheinungs-Gebiet fallen zu lassen. Wenn wir aber die in jenem Gesetz enthaltene ursächliche Wechselbeziehung von Keimes- und Stammes-Entwickelung, den wahren Causalnexus der Ontogenesis und Phylogenesis anerkennen, dann erklären sich uns die wunderbaren Phänomene der individuellen Entwickelung auf die einfachste Weise; dann erscheinen uns die Thatsachen der Keimes-Entwickelung nur als die nothwendigen mechanischen Wirkungen der Stammes-Entwickelung, bedingt durch die Gesetze der Vererbung und Anpassung. Die Wechselwirkung dieser Gesetze unter dem überall stattfindenden Einflusse des Kampfes ums Dasein, oder wie wir mit Darwin einfach sagen können: die natürliche Züchtung ist vollkommen ausreichend, uns den ganzen Process der Keimesgeschichte durch die Stammesgeschichte zu erklären. Darin besteht ja eben das fundamentale Verdienst Darwin's, dass er die von Lamarck erkannte Wechselwirkung zwischen den Vererbungs- und Anpassungs-Erscheinungen durch seine Selections-Theorie erklärt und uns den richtigen Weg zum causalen Verständniss der Entwickelungsgeschichte gebahnt hat.

Diejenige grossartige Erscheinung, auf deren klare Erkenntniss hier in erster Linie Alles ankommt, ist die Vererbung von Anpassungen. Jean Lamarck erkannte zuerst 1809 ihre fundamentale Bedeutung, und deshalb können wir seine darauf gegründete Descendenz-Theorie mit Fug und Recht Lamarckismus nennen. Die principiellen Gegner der letzteren haben daher auch mit Recht

ihre Angriffe vor Allem gegen die erstere gerichtet. Einer der angesehensten und zugleich der beschränktesten dieser Gegner, WILHELM HIS, behauptet mit voller Bestimmtheit, „dass die im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften sich nicht vererben“. Die unzähligen Beweise für letztere Thatsache erklärt er für eine „Handvoll Anekdoten, welche lebhaft an die Beweise für das Versehen Schwangerer erinnern und auf wissenschaftliche Beachtung keinen Anspruch machen dürfen“.

Noch weiter als der „exacte“ Anatom WILHELM HIS in Leipzig geht sein Gesinnungsgenosse und Freund, der „exacte“ Physiologe VICTOR HENSEN in Kiel; derselbe Leiter der berühmten Kieler „Plankton-Expedition“, der die grossartigen Erscheinungen des pelagischen Thierlebens im Meere dadurch exact zu erklären sucht, dass er zählen lässt, wie viel Milliarden Individuen jeder Thierart in einer Cubik-Meile Seewasser leben [198]). Indem HENSEN die pseudomechanischen, im dritten Vortrage (S. 56) beleuchteten Theorien von HIS bewundert und ihre Widerlegung für „undenkbar“ erklärt, stattet er ihm seinen besonderen Dank dafür ab, dass er die Entwickelungsgeschichte von der Nothwendigkeit befreit habe, ihre Erscheinungen durch die „mysteriöse Erblichkeit“ zu erklären. Nach der Ansicht jener beiden „exacten Embryologen“ ist das biogenetische Grundgesetz vollkommener Unsinn und die Betrachtung der Vererbung am besten ganz aus unserer Wissenschaft zu entfernen [99]). Mit demselbem Rechte könnte man vom Physiker verlangen, dass er das Studium der Gravitation oder der Electricität aufgebe, weil uns das eigentliche Wesen dieser fundamentalen Erscheinungen unbekannt ist.

Uebrigens wird die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ neuerdings nicht nur von diesen principiellen Gegnern der Descendenz-Theorie geleugnet, sondern auch von solchen Naturforschern, welche die letztere anerkennen und selbst zu deren Ausbildung beigetragen haben; so namentlich von WEISMANN, GALTON, RAY-LANKESTER u. A. Insbesondere hat AUGUST WEISMANN in seiner Abhandlung über „die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, sowie in mehreren anderen Schriften, mit Erfolg die Anschauung vertreten, dass „nur solche Charaktere auf die folgende Generation übertragen werden können, welche der Anlage nach schon im Keime enthalten waren“.

Diese Keim-Plasma-Theorie und der damit verknüpfte Versuch, die Vererbung zu erklären, ist eine „provisorische Molecular-Hypothese“; und zwar eine von jenen metaphysischen Speculationen,

welche die Entwickelungs-Erscheinungen ausschliesslich durch innere Ursachen erklären und den Einfluss der Aussenwelt für bedeutungslos erklären. Zu welchen unhaltbaren Folgerungen dieselbe führt, haben besonders Theodor Eimer und Lester Ward gezeigt[197]). Ich selbst habe meine Ansicht darüber bereits in der letzten (VIII.) Auflage meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" ausgesprochen (1889, S. 192, 203). Ich halte mit Lamarck an der Ansicht fest, dass die erbliche Uebertragung erworbener Eigenschaften eine der wichtigsten biologischen Erscheinungen ist und durch Tausende von morphologischen und physiologischen Erfahrungen klar bewiesen wird. Die Vererbung von Anpassmalen ist ein unentbehrliches Fundament der Descendenz-Theorie.

Unter den zahlreichen und wichtigen Zeugnissen, welche die Wahrheit dieser Auffassung unserer Entwickelungsgeschichte begründen, will ich hier nur nochmals die unschätzbaren Schöpfungs-Urkunden der „Dysteleologie" oder „Unzweckmässigkeitslehre" hervorheben, der hochinteressanten Wissenschaft von den „rudimentären Organen". Nicht oft und nicht dringend genug kann man die hohe morphologische Bedeutung dieser merkwürdigen Körpertheile betonen, welche in physiologischer Beziehung völlig werthlos und unnütz sind. In jedem Organsystem finden wir beim Menschen wie bei allen höheren Wirbelthieren solche uralte werthlose Erbstücke, die wir von unseren niederen Wirbelthier-Ahnen geerbt haben. So treffen wir zunächst auf unserer äusseren Hautbedeckung das spärliche rudimentäre Haarkleid an, welches nur noch am Kopfe, in den Achselhöhlen und an einigen anderen Körperstellen stärker entwickelt ist. Die kurzen Häärchen auf dem grössten Theil unserer Körperoberfläche sind völlig nutzlos für uns, ohne jede physiologische Bedeutung; sie sind der letzte dürftige Ueberrest von dem viel stärker entwickelten Haarkleide unserer Affen-Ahnen. Eine Reihe der merkwürdigsten rudimentären Organe bietet uns der Sinnesapparat dar. Wir haben gesehen, dass die ganze äussere Ohrmuschel mit ihren Knorpeln, Muskeln und Hauttheilen beim Menschen ein unnützes Anhängsel ist, ohne die physiologische Bedeutung, welche man ihr früher irrthümlicher Weise zuschrieb. Sie ist der rückgebildete Rest von dem spitzen und frei beweglichen, höher entwickelten Säugethier-Ohr, dessen Muskeln wir zwar noch besitzen, aber nicht mehr gebrauchen können[175]). Wir fanden ferner am inneren Winkel unseres Auges die merkwürdige kleine halbmondförmige Falte, die für uns ohne jeglichen Nutzen und nur insofern von Interesse ist, als sie das letzte Ueberbleibsel der Nick-

haut darstellt; jenes dritten inneren Augenlides, welches bei den Haifischen und vielen Amnionthieren noch heute eine grosse physiologische Bedeutung besitzt.

Zahlreiche und interessante dysteleologische Beweismittel liefert uns ferner der Bewegungs-Apparat, und zwar ebenso das Skelet als das Muskelsystem. Ich erinnere Sie nur an das frei vorstehende Schwänzchen des menschlichen Embryo und an die darin entstehenden rudimentären Schwanzwirbel nebst den daran befindlichen Muskeln; ein für den Menschen völlig nutzloses Organ, aber von hohem Interesse als rückgebildeter Ueberrest des langen, aus zahlreichen Wirbeln und Muskeln bestehenden Schwanzes unserer älteren Affen-Ahnen. Von diesen haben wir auch verschiedene Knochenfortsätze und Muskeln geerbt, die ihnen bei ihrer kletternden Lebensweise auf Bäumen von grossem Nutzen waren, während sie bei uns ausser Gebrauch gekommen sind. Auch an verschiedenen Stellen unter der Haut besitzen wir Hautmuskeln, die wir nie gebrauchen, Ueberreste eines mächtig entwickelten Hautmuskels unserer niederen Säugethier-Vorfahren. Dieser „Panniculus carnosus“ hatte die Aufgabe, die Haut zusammenzuziehen und zu runzeln, wie wir es noch täglich an den Pferden sehen, die dadurch die Fliegen verjagen. Ein noch bei uns thätiger Rest des grossen Hautmuskels ist der Stirnmuskel, mittelst dessen wir unsere Stirn runzeln und die Augenbrauen heraufziehen; aber einen anderen ansehnlichen Ueberrest desselben, den grossen Hautmuskel des Halses (*Platysma myoides*) vermögen wir nicht mehr willkürlich zu bewegen.

Wie an diesen animalen Organsystemen unseres Körpers, so treffen wir auch an den vegetalen Apparaten eine Anzahl von rudimentären Organen an, die wir meistens schon gelegentlich kennen lernten. Am Ernährungs-Apparate gehört dahin die merkwürdige Schilddrüse (*Thyreoidea*), die Anlage des „Kropfes“ und der Ueberrest der Flimmerrinne, welche die Tunicaten und Acranier unten am Kiemenkorbe besitzen; ferner der Wurmfortsatz des Blinddarms. Am Gefässsystem treffen wir eine Anzahl von nutzlosen Strängen an, welche die Ueberbleibsel von verödeten Gefässen darstellen, die früher als Blutcanäle thätig waren: so den „*Ductus Botalli*“ zwischen Lungenarterie und Aorta, den „*Ductus venosus Arantii*“ zwischen Pfortader und Hohlvene, und viele andere. Von ganz besonderem Interesse aber sind die zahlreichen rudimentären Organe am Harn- und Geschlechts-Apparate. Diese sind meistens beim einen Geschlechte entwickelt und nur beim

anderen rudimentär. So bilden sich aus den WOLFF'schen Gängen beim Manne die Samenleiter, während beim Weibe nur die GARTNER-schen Canäle als Rudimente derselben spurweise fortdauern. Umgekehrt entwickeln sich aus den MÜLLER'schen Gängen beim Weibe die Eileiter und der Fruchtbehälter, während beim Manne nur die untersten Enden derselben als nutzloser „männlicher Fruchtbehälter" (*Vesicula prostatica*) übrig bleiben. So besitzt auch der Mann noch in seinen Brustwarzen und Milchdrüsen die Rudimente von Organen, welche in der Regel nur beim Weibe in Function treten (S. 633).

Eine genauere anatomische Durchforschung des menschlichen Körpers würde uns so noch mit vielen anderen rudimentären Organen bekannt machen, welche alle einzig und allein durch die Descendenz-Theorie zu erklären sind. ROBERT WIEDERSHEIM hat in seiner Schrift über „den Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit" eine grosse Anzahl derselben zusammengestellt. Sie gehören zu den wichtigsten Zeugnissen für die Wahrheit der mechanischen Naturauffassung und zu den stärksten Gegenbeweisen gegen die hergebrachte teleologische Weltanschauung. Wenn der letzteren zufolge der Mensch, und wenn ebenso jeder andere Organismus von Anfang an zweckmässig für seinen „L e b e n s z w e c k" eingerichtet und durch einen Schöpfungs-Act in's Dasein gerufen wäre, so würde die Existenz dieser rudimentären Organe ein unbegreifliches Räthsel sein; es wäre durchaus nicht einzusehen, warum der Schöpfer seinen Geschöpfen auf ihrem ohnehin beschwerlichen Lebensweg auch noch dieses unnütze Gepäck aufgebürdet hätte. Hingegen können wir mittelst der Descendenz-Theorie die Existenz derselben in der einfachsten Weise erklären, indem wir sagen: Die rudimentären Organe sind Körpertheile, welche im Laufe der Jahrhunderte, in Folge von Nichtgebrauch, allmählich ausser Dienst getreten sind: Organe, welche bei unseren thierischen Vorfahren bestimmte Functionen verrichteten, welche aber für uns selbst ihre physiologische Bedeutung verloren haben. Durch neu erworbene Anpassungen sind sie nutzlos geworden, werden aber trotzdem durch die Vererbung von Generation auf Generation übertragen und dabei nur langsam rückgebildet.

Wie diese „rudimentären Organe", so haben wir auch alle anderen Organe unseres Körpers von den Säugethieren und zwar zunächst von unseren Affen-Ahnen geerbt. D e r m e n s c h l i c h e K ö r p e r e n t h ä l t n i c h t e i n e i n z i g e s O r g a n, w e l c h e s n i c h t v o n d e n A f f e n g e e r b t i s t. Wir können aber auch mittelst unseres biogenetischen Grundgesetzes den Ursprung unserer

verschiedenen Organsysteme noch weiter, bis zu verschiedenen niederen Ahnen-Stufen hinab verfolgen. So können wir z. B. sagen, dass wir die ältesten Organe unseres Körpers, äussere Oberhaut und innere Darmhaut, von den Gastraeaden geerbt haben; hingegen Nervensystem und Muskelsystem von den Platoden, das Gefässsystem, die Leibeshöhle und das Blut von den Helminthen, die Chorda und den Kiemendarm von den Prochordoniern; die Metamerie oder Gliederung unseres Körpers von den Acraniern; den Urschädel und die höheren Sinnesorgane von den Cyclostomen, die Gliedmaassen und Kiefer von den Urfischen, den fünfzehigen Fuss von den Amphibien, die Gaumenplatte von den Reptilien, das Haarkleid und die äusseren Geschlechtsorgane von den Ursäugethieren. Als wir das „Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges der systematisch verwandten Formen“ aufstellten und das relative Alter der Organe bestimmten, haben wir gesehen, wie wir derartige phylogenetische Schlüsse aus der ontogenetischen Succession der Organsysteme ziehen können (S. 756).

Mit Hülfe dieses wichtigen Gesetzes und mit Hülfe der vergleichenden Anatomie waren wir ferner im Stande, die „Stellung des Menschen in der Natur“ genau zu bestimmen, oder wie wir auch sagen können, dem Menschen seinen Platz im System des Thierreichs anzuweisen. Man pflegt jetzt in den neueren zoologischen Systemen das ganze Thierreich in die Ihnen bekannten oben (S. 512) angeführten zwölf Stämme oder Phylen einzutheilen, und diese theilt man in runder Summe wieder in ungefähr sechzig Klassen ein, diese Klassen in circa dreihundert Ordnungen. Seiner ganzen Organisation nach ist der Mensch unzweifelhaft erstens ein Glied nur eines einzigen Stammes, des Wirbelthierstammes; zweitens ein Glied nur einer einzigen Klasse, der Säugethierklasse; und drittens ein Glied nur einer einzigen Ordnung, der Primatenordnung. Alle die charakteristischen Eigenthümlichkeiten, durch welche sich die Wirbelthiere von den übrigen elf Thierstämmen, die Säugethiere von den übrigen sechzig Klassen, und die Primaten von den übrigen dreihundert Ordnungen des Thierreichs unterscheiden, alle diese Eigenthümlichkeiten besitzt auch der Mensch. Mögen wir uns drehen und wenden, wie wir wollen, so kommen wir über diese anatomische und systematische Thatsache nicht hinweg. Sie wissen, dass in neuester Zeit gerade diese Thatsache zu den lebhaftesten Erörterungen geführt und namentlich viele Streitigkeiten über die specielle anatomische Verwandtschaft des Menschen mit den Affen herbeigeführt hat. Die wunderlichsten Ansichten sind über diese

„Affenfrage“ oder „Pithecoiden-Theorie“ zu Tage gefördert worden. Es wird daher gut sein, wenn wir dieselbe hier nochmals scharf beleuchten und das Wesentliche derselben vom Unwesentlichen trennen.

Wir gehen dabei von der unbestrittenen Thatsache aus, dass der Mensch auf alle Fälle, mag man seine specielle Blutsverwandtschaft mit den Affen leugnen oder annehmen, ein echtes Säugethier und zwar ein placentales Säugethier ist. Diese fundamentale Thatsache ist in jedem Augenblicke so leicht durch die vergleichend-anatomische Untersuchung zu beweisen, dass sie seit der Trennung der Placentalthiere von den niederen Säugethieren (Beutelthieren und Gabelthieren) einstimmig anerkannt worden ist. Für jeden consequenten Anhänger der Entwickelungslehre folgt daraus aber ohne Weiteres, dass der Mensch mit den anderen Placentalthieren zusammen von einer und derselben gemeinsamen Stammform, von dem Stammvater der Placentalien abstammt, wie wir auch weiter für alle verschiedenen Säugethiere einen gemeinsamen mesozoischen Stammvater nothwendig annehmen müssen. Damit ist aber die grosse, weltbewegende Principienfrage von der Stellung des Menschen in der Natur endgültig entschieden, mag man dem Menschen nun eine nähere oder eine entferntere Verwandtschaft mit den Affen zuschreiben. Gleichviel ob der Mensch in phylogenetischem Sinne ein Mitglied der Affen-Ordnung (— oder wenn Sie lieber wollen: der Primaten-Ordnung —) ist, oder nicht, auf jeden Fall bleibt seine unmittelbare Blutsverwandtschaft mit den übrigen Säugethieren und insbesondere mit den Placentalthieren bestehen. Vielleicht sind die Verwandtschafts-Beziehungen der verschiedenen Säugethier-Ordnungen zu einander vielfach andere, als wir gegenwärtig hypothetisch annehmen. Auf jeden Fall aber bleibt die gemeinsame Abstammung des Menschen und aller übrigen Säugethiere von einer gemeinsamen Stammform unbestreitbar. Dieses uralte, längst ausgestorbene *Promammale* hat sich wahrscheinlich aus *Theromoren* während der Trias-Periode entwickelt und ist ohne Zweifel als der monotreme Stammvater aller Säugethiere zu betrachten.

Wenn wir an diesem fundamentalen und höchst bedeutungsvollen Satze festhalten, so wird sich uns die „Affenfrage“ in einem ganz anderen Lichte darstellen, als sie gewöhnlich gezeigt wird. Sie werden sich dann bei einigem Nachdenken leicht überzeugen, dass dieselbe gar nicht die Bedeutung besitzt, die man ihr

neuerdings beigelegt hat. Denn der Ursprung des Menschengeschlechts aus einer Reihe von verschiedenen Säugethier-Ahnen, und die historische Entwickelung dieser letzteren aus einer älteren Reihe von niederen Wirbelthier-Ahnen bleibt zweifellos bestehen, gleichviel ob man als die nächsten thierischen Vorfahren des Menschengeschlechts echte „Affen" ansieht oder nicht. Da man sich aber nun einmal daran gewöhnt hat, das Hauptgewicht in der ganzen Ursprungsfrage des Menschen gerade auf die „Abstammung vom Affen" zu legen, so sehe ich mich doch genöthigt, hier nochmals auf dieselbe zurückzukommen, und Ihnen die vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Thatsachen in Erinnerung zu bringen, welche diese „Affenfrage" endgültig entscheiden.

Am kürzesten führt uns hier der Weg zum Ziele, welchen Huxley in seinen ausgezeichneten, von uns so oft angeführten „Zeugnissen für die Stellung des Menschen in der Natur" betreten hat, der Weg der vergleichenden Anatomie und Ontogenie (vergl. Taf. XVII--XIX). Wir haben objectiv alle einzelnen Organe des Menschen mit denselben Organen der höheren Affen zu vergleichen und dann zu prüfen, ob die Unterschiede zwischen ersteren und letzteren grösser sind, als die entsprechenden Unterschiede zwischen den höheren und niederen Affen. Das zweifellose und unbestreitbare Resultat dieser mit der grössten Unbefangenheit und Genauigkeit angestellten vergleichend-anatomischen Untersuchung war das bedeutungsvolle Gesetz, welches wir seinem Begründer zu Ehren das Huxley'sche Gesetz genannt haben: dass nämlich die körperlichen Unterschiede in der Organisation des Menschen und der uns bekannten höchst entwickelten Affen viel geringer sind, als die entsprechenden Unterschiede in der Organisation der höheren und niederen Affen. Ja, wir konnten sogar dieses Gesetz noch näher bestimmen, indem wir die Platyrhinen oder amerikanischen Affen als entferntere Verwandte ausschlossen und unsere Vergleichung auf den engeren Familienkreis der Catarhinen, der Affen der alten Welt, beschränkten. Sogar innerhalb dieser kleinen Säugethier-Gruppe fanden wir die Organisations-Unterschiede zwischen den niederen und höheren schmalnasigen Affen, z. B. zwischen dem Pavian und Gorilla, viel grösser, als die Unterschiede zwischen diesem Menschenaffen und dem Menschen. Wenn wir nun dazu noch die Ontogenie befragen, und wenn wir nach unserem „Gesetze des ontogenetischen Zusammenhangs der systematisch verwandten Formen" finden, dass die Embryonen der Menschenaffen und Menschen längere Zeit hindurch übereinstimmen, als die Embryonen der höchsten und der niedersten

Affen, so werden wir uns wohl oder übel zur Anerkennung unseres Ursprungs aus der Affen-Ordnung bequemen müssen. Unzweifelhaft können wir uns aus den vorliegenden Thatsachen der vergleichenden Anatomie in unserer Phantasie ein ungefähres Bild von der Formbeschaffenheit unserer Vorfahren während der älteren Tertiär-Zeit construiren; mögen wir uns dies im Einzelnen ausmalen, wie wir wollen, so wird dieses Bild ein echter Affe und zwar ein entschiedener Catarhine sein. Denn alle die körperlichen Charaktere, welche die Catarhinen vor den Platyrhinen auszeichnen, besitzt auch der Mensch. Wir werden also demgemäss im Stammbaum der Säugethiere den Menschen unmittelbar aus der Gruppe der Catarhinen ableiten und die Entstehung des Menschengeschlechts in die alte Welt versetzen müssen. Denn die ganze Gruppe der Catarhinen-Affen ist seit früher Tertiär-Zeit ebenso auf die alte Welt beschränkt geblieben, wie die Gruppe der Platyrhinen-Affen auf die neue Welt. Nur die älteste Wurzelform, aus der Beide entsprungen sind, war ihnen gemeinsam.

Wenn es demnach für unsere objective wissenschaftliche Erkenntniss zweifellos festgestellt ist, dass das Menschengeschlecht direct von Affen der alten Welt abstammt, so wollen wir doch nochmals betonen, dass dieser wichtige Satz für die Principien-Frage vom Ursprung des Menschen nicht die Bedeutung besitzt, die man ihm gewöhnlich zuschreibt. Denn wenn wir diesen Satz auch völlig ignoriren oder bei Seite schieben, so bleibt Alles bestehen, was wir über die Placentalthier-Natur des Menschen durch die zoologischen Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie erfahren haben. Durch diese wird die gemeinsame Descendenz des Menschen und der übrigen Säugethiere zweifellos bewiesen. Auch wird natürlich jene Principien-Frage nicht im mindesten dadurch verschoben oder beseitigt, dass man sagt: „Der Mensch ist allerdings ein Säugethier; aber er hat sich schon ganz unten an der Wurzel dieser Klasse von den übrigen Säugethieren abgezweigt und hat mit allen jetzt lebenden Mammalien keine nähere Verwandtschaft.“ Mehr oder weniger nahe ist diese Verwandtschaft auf alle Fälle, wenn wir das Verhältniss der Säugethier-Klasse zu den übrigen sechzig Klassen des Thierreichs vergleichend untersuchen. Auf alle Fälle sind sämmtliche Säugethiere mit Inbegriff des Menschen gemeinsamen Ursprungs, und ebenso sicher ist es, dass die gemeinsamen Stammformen derselben sich aus einer langen Reihe von niederen Wirbelthieren allmählich entwickelt haben.

Offenbar ist es auch weniger der Verstand als das Gefühl, welches sich bei den meisten Menschen gegen ihre „Abstammung vom Affen“ sträubt. Gerade weil uns in dem Affen-Organismus die Carricatur des Menschen, das verzerrte Ebenbild unserer Gestalt in wenig anziehender Form entgegentritt, weil die übliche ästhetische Betrachtung und Selbstverherrlichung des Menschen dadurch so empfindlich berührt wird, schaudern die meisten Menschen vor ihrem Affen-Ursprung zurück. Viel schmeichelhafter erscheint es, von einem höher entwickelten, göttlichen Wesen abzustammen, und daher hat auch bekanntlich seit Urzeiten die menschliche Eitelkeit sich darin gefallen, das Menschengeschlecht ursprünglich von Göttern oder Halbgöttern abzuleiten. Die Kirche hat es verstanden, mit jener sophistischen Verdrehung der Begriffe, in der sie Meister ist, diesen lächerlichen Hochmuth als „christliche Demuth“ zu verherrlichen; und dieselben Menschen, welche mit hochmüthigem Abscheu jeden Gedanken eines thierischen Ursprungs von sich weisen und sich für „Kinder Gottes“ halten, dieselben lieben es, mit ihrem „demüthigen Knechtssinne“ zu prahlen. Ueberhaupt spielt in den meisten Predigten, welche von Lehrkanzel und Altar gegen die Fortschritte der Entwickelungslehre gehalten werden, die menschliche Eitelkeit und Einbildung eine hervorragende Rolle; und obwohl wir diese Charakterschwäche bereits von den Affen geerbt haben, müssen wir doch gestehen, sie bis zu einem Grade weiter entwickelt zu haben, welcher das unbefangene Urtheil des „gesunden Menschen-Verstandes“ völlig zu Boden schlägt. Wir machen uns lustig über alle die kindischen Thorheiten, welche der lächerliche Ahnenstolz der Adelsgeschlechter seit den schönen Tagen des Mittelalters bis auf unsere Zeit hervorgebracht hat, und doch steckt ein gutes Stück von diesem unbegründeten Adelshochmuth in den allermeisten Menschen. Wie die meisten Leute ihren Familien-Stammbaum lieber auf einen heruntergekommenen Baron oder womöglich einen berühmten Fürsten, als auf einen unbekannten, niederen Bauern zurückführen, so wollen auch die Meisten als Urvater des Menschengeschlechts lieber einen durch Sündenfall herabgekommenen Adam, als einen entwickelungsfähigen und strebsamen Affen sehen. Das ist nun eben Geschmackssache, und insofern lässt sich über solche genealogische Neigungen nicht streiten. Ich muss jedoch gestehen, dass meinem persönlichen Geschmacke die letztere Ascendenz viel mehr zusagt als die erstere Descendenz. Es scheint mir erfreulicher, der weiter entwickelte Nachkomme eines Affen-Urahnen zu sein, der sich im Kampfe um's Dasein aus niederen Säugethieren

fortschreitend entwickelte, als der herabgekommene Sprössling eines gottgleichen, aber durch den Sündenfall rückgebildeten Adam, der aus einem „Erdenklosse", und einer Eva, die aus dessen Rippe „erschaffen" wurde. Was diese berühmte „Rippe" anbetrifft, so ist hier ausdrücklich noch als Ergänzung zur Entwickelungsgeschichte des Skelets hinzuzufügen, dass die Zahl der Rippen beim Manne und beim Weibe gleich gross ist. Bei letzterem ebenso wie bei ersterem entstehen die Rippen aus dem mittleren Keimblatte und sind phylogenetisch als untere oder ventrale Wirbelbogen aufzufassen.

Nun höre ich freilich sagen: „Das mag Alles ganz gut und richtig sein, so weit es den menschlichen Körper betrifft, und nach den vorliegenden Thatsachen ist es wohl nicht mehr zu bezweifeln, dass dieser sich wirklich stufenweise und allmählich aus der langen Ahnenreihe der Wirbelthiere hervorgebildet hat. Aber ganz etwas Anderes ist es mit dem „Geiste des Menschen", mit der menschlichen Seele; diese kann sich unmöglich in gleicher Weise aus der Wirbelthier-Seele entwickelt haben!" Lassen Sie uns sehen, ob wir diesem schwer wiegenden Einwurfe mit den bekannten Thatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie und Entwickelungsgeschichte begegnen können. Zunächst werden wir hier einen festen Boden gewinnen, wenn wir die Seelen der verschiedenen Wirbelthiere vergleichend betrachten. Da finden wir innerhalb der verschiedenen Vertebraten-Gruppen, der Klassen und Ordnungen, Gattungen und Arten eine solche Fülle von verschiedenartigen Wirbelthier-Seelen neben einander, dass man auf den ersten Blick es kaum für möglich halten wird, sie alle von der Seele eines gemeinsamen „Urwirbelthieres" abzuleiten. Denken Sie nur zunächst an den kleinen Amphioxus, der noch kein eigentliches Gehirn, sondern nur ein einfaches Markrohr besitzt, und dessen gesammte Seelenthätigkeit auf der niedersten Stufe unter den Wirbelthieren stehen bleibt. Auch die zunächst darüber stehenden Cyclostomen sind noch sehr beschränkt, obwohl sie ein Gehirn besitzen. Gehen wir von da weiter zu den Fischen, so finden wir deren Intelligenz bekanntlich auch auf einer sehr tiefen Stufe verharren. Erst wenn wir von da höher zu den Amphibien und Reptilien aufsteigen, nehmen wir wesentliche Fortschritte in der geistigen Entwickelung wahr. Noch viel mehr ist das bei den Säugethieren der Fall, obwohl auch hier bei den Schnabelthieren und bei den zunächst darüber stehenden, stupiden Beutelthieren alle Geistesthätigkeiten noch auf einer niedrigen Stufe stehen bleiben. Aber wenn wir von

hier zu den Placentalthieren hinaufsteigen, so finden wir innerhalb dieser formenreichen Gruppe so zahlreiche und so bedeutende Stufen in der Sonderung und Vervollkommnung vor, dass die Seelen-Unterschiede zwischen den dümmsten Placentalthieren (z. B. den Faulthieren und Gürtelthieren) und den gescheidtesten Thieren dieser Gruppe (z. B. den Hunden und Affen) viel bedeutender erscheinen als die psychischen Differenzen zwischen jenen niedersten Placentalthieren und den Beutelthieren oder selbst den niederen Wirbelthieren. Jedenfalls sind jene Differenzen weit bedeutender als die Unterschiede im Seelenleben der Hunde, Affen und Menschen. Und doch sind alle diese Thiere stammverwandte Glieder einer einzigen natürlichen Klasse.

In noch viel überraschenderem Grade zeigt uns dasselbe die vergleichende Psychologie einer anderen Thierklasse, welche aus vielen Gründen unser specielles Interesse erregt, nämlich der Insektenklasse. Bekanntlich offenbart sich bei vielen Insekten eine annähernd so hoch entwickelte Seelenthätigkeit, wie sie innerhalb der Wirbelthiergruppe nur der Mensch besitzt. Sie kennen wohl die berühmten Gemeindebildungen und Staaten der Bienen und Ameisen, und Sie wissen, dass hier höchst merkwürdige sociale Einrichtungen sich finden, wie sie in dieser Entwickelung nur bei den höher entwickelten Menschenrassen, sonst aber nirgends im Thierreiche zu finden sind. Ich erinnere Sie bloss an die staatliche Organisation und Regierung, welche die monarchischen Bienen und die republikanischen Ameisen besitzen, an ihre Gliederung in verschiedene Stände: Königin, Drohnen-Adel, Arbeiter, Erzieher, Soldaten u. s. w. Zu den merkwürdigsten Erscheinungen in diesem höchst interessanten Lebensgebiete gehört jedenfalls die Viehzucht der Ameisen, welche die Blattläuse als Melkvieh züchten und regelmässig ihren Honigsaft abmelken. Noch merkwürdiger ist freilich die Sklavenhalterei der grossen rothen Ameisen, welche die Jungen der kleinen schwarzen Ameisen-Arten rauben und zu Sklavendiensten auferziehen. Dass alle diese staatlichen und socialen Einrichtungen der Ameisen durch das planmässige Zusammenwirken zahlreicher Staatsbürger entstanden sind, und dass diese sich unter einander verständigen, weiss man schon lange. Durch zahlreiche vortreffliche Beobachter in neuerer Zeit, namentlich durch Fritz Müller und John Lubbock, ist die erstaunlich hohe Entwickelung der Geistesthätigkeit bei diesen kleinen Gliederthieren ausser Zweifel gestellt.

Nun vergleichen Sie damit einmal, wie es Darwin thut, die Seelenthätigkeit vieler niederen und namentlich vieler parasitischen

Insekten. Da giebt es z. B. Schildläuse (*Coccus*), die im erwachsenen Zustande einen völlig unbeweglichen und auf den Blättern von Pflanzen festgewachsenen schildförmigen Körper darstellen. Ihre Füsse sind verkümmert. Ihr Schnabel ist in das Gewebe der Pflanzen eingesenkt, deren Säfte sie aussaugen. Die ganze Seelenthätigkeit dieser regungslosen weiblichen Parasiten besteht in dem Genusse, den ihnen das Saugen dieser Säfte und der Geschlechtsverkehr mit den beweglichen Männchen gewährt. Dasselbe gilt von den madenförmigen Weibchen der Fächerflügler (*Strepsiptera*), die flügellos und fusslos ihr ganzes Leben parasitisch und unbeweglich im Hinterleibe von Wespen zubringen. Von irgend welcher höheren Geistesthätigkeit ist da gar keine Rede. Wenn Sie nun diese viehischen Parasiten mit jenen geistig so beweglichen und regsamen Ameisen vergleichen, so werden Sie sicher zugeben, dass die psychischen Unterschiede zwischen Beiden viel grösser sind als die Seelen-Unterschiede zwischen den niedersten und höchsten Säugethieren, zwischen den Schnabelthieren, Beutelthieren und Gürtelthieren einerseits, den Hunden, Affen und Menschen anderseits. Und doch gehören alle jene Insekten zu einer einzigen Gliederthier-Klasse, ebenso wie alle diese Säugethiere zweifellos zu einer einzigen Wirbelthier-Klasse gehören. Und ebenso wie jeder consequente Anhänger der Entwickelungslehre für alle jene Insekten eine gemeinsame Stammform annehmen muss, ebenso muss er auch für alle diese Säugethiere eine gemeinsame Abstammung nothwendig behaupten.

Wenden wir uns nun von der vergleichenden Betrachtung der Seelenthätigkeit der verschiedenen Thiere zu der Frage nach den Organen dieser Function, so erhalten wir die Antwort, dass dieselbe bei allen höheren Thieren stets an bestimmte Zellengruppen gebunden ist, und zwar an jene Zellen, welche das Central-Nervensystem zusammensetzen. Alle Naturforscher ohne Ausnahme stimmen darin überein, dass das Central-Nervensystem das Organ des Seelenlebens der Thiere ist, und man kann ja auch jederzeit diese Behauptung experimentell beweisen. Wenn wir das Central-Nervensystem ganz oder theilweise zerstören, so vernichten wir damit zugleich ganz oder theilweise die „Seele“ oder die psychische Thätigkeit des Thieres. Wir werden also zunächst zu fragen haben, wie sich das Seelen-Organ beim Menschen verhält. Die unbestreitbare Antwort hierauf wissen Sie bereits. Das Seelen-Organ des Menschen ist seinem Bau und Ursprung nach dasselbe Organ, wie dasjenige aller anderen Wirbelthiere. Es entsteht als einfaches Markrohr oder Medullarrohr aus der äusseren Haut des

Embryo, aus dem Hautsinnesblatt. Die einfache Hirnblase, welche aus dem Kopfstücke jenes Markrohrs durch Anschwellung entsteht, zerfällt durch Quergliederung in fünf Hirnblasen, und diese durchlaufen während ihrer allmählichen Entwickelung beim menschlichen Embryo dieselben, mehr oder weniger ähnlichen Stufen der Ausbildung, wie bei den übrigen Säugethieren. Wie diese letzteren zweifellos eines gemeinsamen Ursprungs sind, so muss auch ihr Gehirn und Rückenmark desselben Ursprungs sein!

Die Physiologie lehrt uns ferner durch Beobachtung und Experiment, dass das Verhältniss der „Seele“ zu ihrem Organ, dem Gehirn und Rückenmark, ganz dasselbe beim Menschen wie bei allen übrigen Säugethieren ist. Jene erstere kann ohne dieses letztere überhaupt nicht thätig sein; sie ist an dasselbe ebenso gebunden wie die Muskelbewegung an den Muskel. Sie kann sich daher auch nur im Zusammenhang mit ihm entwickeln. Wenn wir nun Anhänger der Descendenz-Theorie sind, und wenn wir den causalen Zusammenhang zwischen der Ontogenese und der Phylogenese zugestehen, so werden wir jetzt zur Anerkennung folgender Sätze gezwungen sein: Die Seele oder „Psyche“ des Menschen hat sich als Function des Markrohrs mit diesem zugleich entwickelt, und wie noch jetzt bei jedem menschlichen Individuum Gehirn und Rückenmark sich aus dem einfachen Markrohr entwickeln, so ist auch der „Menschen-Geist“ oder die Seelenthätigkeit des ganzen Menschengeschlechts allmählich und stufenweise aus der niederen Wirbelthierseele entstanden. Wie noch heute bei jedem menschlichen Individuum der complicirte Wunderbau des Gehirns sich Schritt für Schritt ganz aus derselben Grundlage, aus denselben einfachen fünf Hirnblasen wie bei allen anderen Schädelthieren hervorbildet, so hat auch die Menschenseele sich im Laufe von Jahrmillionen allmählich aus einer langen Reihe von verschiedenen Schädelthier-Seelen hervorgebildet. Wie endlich noch heute bei jedem menschlichen Embryo die einzelnen Theile des Gehirns sich nach dem speciellen Typus des Affen-Gehirns differenziren, so hat sich auch die Menschen-Psyche historisch aus der Affen-Seele hervorgebildet.

Freilich wird diese monistische Auffassung von den meisten Menschen mit Entrüstung zurückgewiesen und dagegen die dualistische Ansicht vertreten, welche den untrennbaren Zusammenhang von Gehirn und Seele leugnet, und welche „Körper und Geist“ als zwei ganz verschiedene Dinge betrachtet. Allein wie sollen wir diese allgemein verbreitete Ansicht mit den Ihnen bekannten That-

sachen der Entwickelungsgeschichte zusammenreimen? Jedenfalls bietet dieselbe ebenso grosse und ebenso unübersteigliche Schwierigkeiten für die Keimesgeschichte, wie für die Stammesgeschichte. Wenn man mit den meisten Menschen annimmt, dass die Seele ein selbstständiges unabhängiges Wesen ist, welches ursprünglich mit dem Körper nichts zu thun hat, sondern nur zeitweilig in demselben wohnt, und welches seine Empfindungen durch das Gehirn ebenso äussert, wie der Klavierspieler durch das Klavier, so muss man in der Keimesgeschichte des Menschen einen Zeitpunkt annehmen, in welchem die Seele in den Körper und zwar in das Gehirn eintritt; und man muss ebenso beim Tode einen Augenblick annehmen, in welchem dieselbe den Körper wieder verlässt. Da ferner jeder Mensch bestimmte individuelle Seelen-Eigenschaften von beiden Eltern geerbt hat, so muss man annehmen, dass beim Zeugungs-Acte Seelen-Portionen von letzteren auf den Keim übertragen werden. Ein Stückchen Vater-Seele begleitet die Spermazelle, ein Stückchen Mutter-Seele bleibt bei der Eizelle. In dem Augenblicke der Befruchtung, in welchem gleiche Kern-Portionen jener beiden copulirenden Zellen zur Bildung des neuen Kerns der Stammzelle zusammentreten (S. 145), müssten dann auch die begleitenden immateriellen Seelen-Portionen zusammenfliessen.

Bei dieser dualistischen Ansicht bleiben unbegreiflich die Erscheinungen der psychischen Entwickelung. Wir alle wissen, dass das neugeborne Kind kein Bewusstsein, keine Erkenntniss von sich selbst und von der umgebenden Welt besitzt. Wer selbst Kinder hat und deren geistige Entwickelung verfolgt, kann bei unbefangener Beobachtung derselben unmöglich leugnen, dass hier biologische Entwickelungs-Processe walten. Wie alle anderen Functionen unseres Körpers sich im Zusammenhange mit ihren Organen entwickeln, so auch die Seele im Zusammenhang mit dem Gehirn. Ist ja doch gerade die stufenweise Entwickelung der Kindes-Seele eine so wundervolle und herrliche Erscheinung, dass jede Mutter und jeder Vater, die offene Augen zum Beobachten besitzen, nicht müde werden, sich daran zu ergötzen.[18]) Nur allein die Lehrbücher der Psychologie wissen von einer solchen Entwickelung Nichts, und man muss fast auf den Gedanken kommen, dass die Verfasser derselben niemals selbst Kinder besessen haben. Die Menschen-Seele, wie sie in den allermeisten psychologischen Werken dargestellt wird, ist nur die einseitig ausgebildete Seele eines gelehrten Philosophen, der zwar sehr viel Bücher kennt, aber Nichts von Entwickelungsgeschichte weiss und nicht daran denkt, dass auch diese seine eigene Seele sich entwickelt hat.

Dieselben dualistischen Philosophen müssen natürlich, wenn sie consequent sind, auch für die Stammesgeschichte der menschlichen Seele einen Moment annehmen, in welchem dieselbe zuerst in den Wirbelthier-Körper des Menschen „eingefahren" ist. Demnach müsste zu jener Zeit, als der menschliche Körper sich aus dem anthropoiden Affen-Körper entwickelte (also wahrscheinlich in der neueren Tertiär-Zeit), plötzlich einmal ein specifisch menschliches Seelen-Element — oder wie man es auszudrücken pflegt, ein „göttlicher Funke" — in das anthropoide Affengehirn hineingefahren oder hineingeblasen sein und sich hier der bereits vorhandenen Affenseele associirt haben. Welche theoretischen Schwierigkeiten diese Vorstellung darbietet, braucht nicht auseinandergesetzt zu werden. Ich will nur darauf hinweisen, dass auch dieser „göttliche Funke", durch den sich die menschliche Psyche von allen Thierseelen unterscheiden soll, doch selbst wieder ein entwickelungsfähiges Ding sein muss und thatsächlich im Laufe der Menschengeschichte sich fortschreitend entwickelt hat. Gewöhnlich versteht man unter diesem „göttlichen Funken" die „Vernunft" und meint damit dem Menschen eine ganz besondere Seelen-Function zuzuweisen, die ihn von allen „unvernünftigen Thieren" unterscheidet. Die vergleichende Psychologie beweist uns aber, dass dieser Grenzpfahl zwischen Mensch und Thier keinenfalls haltbar ist. Entweder nehmen wir den Begriff der Vernunft im weiteren Sinne, und dann kommt dieselbe den höheren Säugethieren (Affen, Hunden, Elephanten, Pferden) ebenso gut wie den meisten Menschen zu; oder wir fassen den Begriff der Vernunft im engeren Sinne, und dann fehlt sie der Mehrzahl der Menschen ebenso gut wie den meisten Thieren. Im Ganzen gilt noch heute von der Vernunft des Menschen dasselbe, was seiner Zeit GOETHE's Mephisto sagte:

„Ein wenig besser würd' er leben,
„Hätt'st Du ihm nicht den Schein des Himmelslichts gegeben:
„Er nennt's „Vernunft" und braucht's allein,
„Nur thierischer als jedes Thier zu sein."

Wenn wir demnach diese allgemein beliebten und in vieler Beziehung recht angenehmen dualistischen Seelen-Theorien als völlig unhaltbar, weil mit den genetischen Thatsachen unvereinbar, fallen lassen müssen, so bleibt uns nur die entgegengesetzte monistische Ansicht übrig, wonach die Menschen-Seele, gleich jeder anderen Thier-Seele, eine Function des Central-Nervensystems ist und in untrennbarem Zusammenhange mit diesem sich entwickelt hat. Ontogenetisch sehen wir das an jedem Kinde. Phylogene-

tisch müssen wir dasselbe nach dem biogenetischen Grundgesetze behaupten. Wie sich bei jedem menschlichen Embryo aus dem Hautsinnesblatte das Markrohr, aus dessen Vordertheil die fünf Hirnblasen der Schädelthiere und aus diesen das Säugethier-Gehirn entwickelt (zuerst mit den Charakteren der niederen, dann mit denen der höheren Säugethiere), und wie dieser ganze ontogenetische Process nur eine kurze, durch Vererbung bedingte Wiederholung desselben Vorganges in der Phylogenese der Wirbelthiere ist, so hat sich auch die wunderbare Geistesthätigkeit des Menschengeschlechts im Laufe vieler Jahrtausende stufenweise aus der unvollkommenen Seelenthätigkeit der niederen Wirbelthiere Schritt für Schritt hervorgebildet, und die Seelen-Entwickelung jedes Kindes ist nur eine abgekürzte Wiederholung jenes langen und verwickelten phylogenetischen Processes.

Hier werden Sie nun auch inne werden, welche ausserordentliche Bedeutung die Anthropogenie im Lichte des biogenetischen Grundgesetzes für die Philosophie erlangen wird. Die speculativen Philosophen, die sich der ontogenetischen Thatsachen bemächtigen und dieselben (jenem Gesetze gemäss) phylogenetisch deuten werden, die werden bedeutendere Fortschritte in den Hauptfragen der Philosophie herbeiführen, als den grössten Denkern aller Jahrhunderte bisher gelungen ist. Unzweifelhaft muss jeder consequente und klare Denker aus den Ihnen vorgeführten Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie eine Fülle von anregenden Gedanken und Betrachtungen schöpfen, die ihre Wirkung auf die weitere Entwickelung der philosophischen Weltanschauung nicht verfehlen können. Ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die gehörige Erwägung und die vorurtheilsfreie Beurtheilung dieser Thatsachen zu dem entscheidenden Siege derjenigen philosophischen Richtung führen wird, die wir mit einem Worte als monistische oder mechanische bezeichnen, im Gegensatze zu der dualistischen oder teleologischen, auf welcher die meisten philosophischen Systeme des Alterthums wie des Mittelalters und der neueren Zeit beruhen. Diese mechanische oder monistische Philosophie behauptet, dass überall in den Erscheinungen des menschlichen Lebens, wie in denen der übrigen Natur, feste und unabänderliche Gesetze walten, dass überall ein nothwendiger ursächlicher Zusammenhang, ein Causalnexus der Erscheinungen besteht, und dass demgemäss die ganze, uns erkennbare Welt ein einheitliches Ganzes, ein „*Monon*" bildet. Sie behauptet ferner, dass alle Erscheinungen nur durch mechanische

Ursachen (*causae efficientes*), nicht durch vorbedachte zweckthätige Ursachen (*causae finales*) hervorgebracht werden. Einen „freien Willen“ im gewöhnlichen Sinne giebt es hiernach nicht. Vielmehr erscheinen im Lichte dieser monistischen Weltanschauung auch diejenigen Erscheinungen, die wir als die freiesten und unabhängigsten zu betrachten uns gewöhnt haben, die Aeusserungen des menschlichen Willens, gerade so festen Gesetzen unterworfen, wie jede andere Natur-Erscheinung. In der That lehrt uns jede unbefangene und gründliche Prüfung unserer „freien“ Willenshandlungen, dass dieselben niemals wirklich frei, sondern stets durch vorausgegangene ursächliche Momente bestimmt sind, welche sich entweder auf Vererbung oder auf Anpassung schliesslich zurückführen lassen. Ueberhaupt können wir demnach die beliebte Unterscheidung von Natur und Geist nicht zugeben. Ueberall in der Natur ist Geist, und einen Geist ausser der Natur kennen wir nicht. Daher ist auch die übliche Unterscheidung von Naturwissenschaft und Geisteswissenschaft unhaltbar. Jede Wissenschaft als solche ist Natur- und Geistes-Wissenschaft zugleich; das ist ein fester Grundsatz unseres Monismus, den wir mit Bezug auf die Religion auch Pantheismus nennen können. Der Mensch steht nicht über der Natur, sondern in der Natur[199]).

Allerdings lieben es die Gegner der Entwickelungslehre, die darauf gegründete monistische Philosophie als „Materialismus“ zu verketzern, indem sie zugleich die philosophische Richtung dieses Namens mit dem gar nicht dazu gehörigen und ganz verwerflichen sittlichen Materialismus vermengen. Allein streng genommen, könnte man unseren „Monismus“ mit ebenso viel Recht oder Unrecht als Spiritualismus, wie als Materialismus bezeichnen. Die eigentliche materialistische Philosophie behauptet, dass die Bewegungs-Erscheinungen des Lebens, gleich allen anderen Bewegungs-Erscheinungen, Wirkungen oder Producte der Materie sind. Das andere, entgegengesetzte Extrem, die spiritualistische Philosophie, behauptet gerade umgekehrt, dass die Materie das Product der bewegenden Kraft ist, und dass alle materiellen Formen durch freie und davon unabhängige Kräfte hervorgebracht sind. Also nach der einseitigen materialistischen Weltanschauung ist die Materie oder der Stoff früher da, als die lebendige Kraft; nach der ebenso einseitigen spiritualistischen Weltanschauung umgekehrt. Beide Anschauungen sind dualistisch, und beide Anschauungen halten wir für gleich falsch. Der Gegensatz beider Anschauungen hebt sich für uns auf in der monistischen Philosophie, welche sich Kraft ohne

Materie ebenso wenig denken kann, wie Materie ohne Kraft. Versuchen Sie nur einmal vom streng naturwissenschaftlichem Standpunkte aus darüber längere Zeit nachzudenken, und Sie werden bei genauerer Prüfung finden, dass Sie sich das Eine ohne das Andere überhaupt gar nicht klar vorstellen können. Wie schon GOETHE sagte, „kann die Materie nie ohne Geist, der Geist nie ohne Materie existiren und wirksam sein“[200]).

„Geist“ und „Seele“ des Menschen sind auch nichts Anderes, als Kräfte, die an das materielle Substrat unseres Körpers untrennbar gebunden sind. Wie die Bewegungskraft unseres Fleisches an die Form-Elemente der Muskeln, so ist die Denkkraft unseres Geistes an die Form-Elemente des Gehirns gebunden. Unsere Geisteskräfte sind ebenso Functionen dieser Körpertheile, wie jede „Kraft“ die Function eines materiellen Körpers ist. Wir kennen gar keinen Stoff, der nicht Kräfte besitzt, und wir kennen umgekehrt keine Kräfte, die nicht an Stoffe gebunden sind. Wenn die Kräfte als Bewegungen in die Erscheinung treten, nennen wir sie lebendige (active) Kräfte oder Thatkräfte; wenn die Kräfte hingegen im Zustande der Ruhe oder des Gleichgewichts sind, nennen wir sie gebundene (latente) Kräfte oder Spannkräfte. Das gilt ganz ebenso von den anorganischen, wie von den organischen Naturkörpern. Der Magnet, der Eisenspähne anzieht, das Pulver, das explodirt, der Wasserdampf, der die Locomotive treibt, sind lebendige Anorgane; sie wirken ebenso durch lebendige Kraft, wie die empfindsame Mimose, die bei der Berührung ihre Blätter zusammenfaltet, wie der ehrwürdige Amphioxus, der sich im Sande des Meeres vergräbt, wie der Mensch, der denkt. Nur sind in diesen letzteren Fällen die Combinationen der verschiedenen Kräfte, welche als „Bewegung“ in die Erscheinung treten, viel verwickelter und viel schwieriger zu erkennen, als in jenen ersteren Fällen.

Unsere Anthropogenie hat uns zu dem Resultate geführt, dass auch in der gesammten Entwickelungsgeschichte des Menschen, in der Keimes-, wie in der Stammesgeschichte, keine andere lebendigen Kräfte wirksam sind, als in der übrigen organischen und anorganischen Natur. Alle die Kräfte, die dabei wirksam sind, konnten wir zuletzt auf das Wachsthum zurückführen, auf jene fundamentale Entwickelungs-Function, durch welche ebenso die Formen der Anorgane wie der Organismen entstehen. Das Wachsthum selbst aber beruht wieder auf Anziehung und Abstossung von gleichartigen und ungleichartigen Theilchen. Schon CARL ERNST VON BAER fasste vor

64 Jahren das allgemeinste Resultat seiner classischen Untersuchungen über Entwickelungsgeschichte der Thiere in dem Satze zusammen: „die Entwickelungsgeschichte des Individuums ist die Geschichte der wachsenden Individualität in jeglicher Beziehung.“ Gehen wir aber tiefer auf den Grund dieser „Wachsthumsgesetze“ hinab, so finden wir, dass sie zuletzt sich immer auf jene Anziehung und Abstossung der beseelten Atome zurückführen lassen, die bereits EMPEDOCLES als „Liebe und Hass“ der Elemente bezeichnete.

Die Entwickelung des Menschen erfolgt demgemäss nach denselben „ewigen, eh'rnen Gesetzen“, wie die Entwickelung jedes anderen Naturkörpers. Diese Gesetze führen uns überall auf dieselben einfachen Principien zurück, auf die elementaren Grundsätze der Physik und Chemie. Nur durch den Grad der Verwickelung, durch die Stufe der Zusammensetzung, in welcher die verschiedenen Kräfte zusammenwirken, sind die einzelnen Naturerscheinungen so verschieden. Jeder einzelne Process der Anpassung und Vererbung in der Stammesgeschichte unserer Vorfahren ist schon an sich ein sehr verwickeltes physiologisches Ereigniss. Unendlich verwickelter aber sind die Vorgänge unserer menschlichen Keimesgeschichte; denn in dieser sind ja schon Tausende von jenen phylogenetischen Processen zusammengefasst.

Es sind jetzt 25 Jahre verflossen, seitdem meine „Generelle Morphologie“ erschien, der erste Versuch, die von CHARLES DARWIN reformirte Descendenz-Theorie auf das Gesammtgebiet der Biologie anzuwenden und insbesondere die organische Formenwissenschaft mit ihrer Hülfe mechanisch zu begründen. Die innigen Beziehungen, welche zwischen allen Theilen der organischen Naturwissenschaft bestehen, vor Allem aber der unmittelbare Causal-Nexus zwischen beiden Theilen der Entwickelungsgeschichte, zwischen Ontogenie und Phylogenie, wurden in jenem Werke zum ersten Male durch den Transformismus erklärt, und zugleich ihre philosophische Bedeutung im Lichte der Abstammungslehre erläutert. Der anthropologische Theil der „Generellen Morphologie“ (VII. Buch) enthält auch den ersten Versuch, die „Ahnenreihe des Menschen“ zoologisch zu bestimmen (S. 428). Wie unvollständig auch diese *Progonotaxis* war, so gab sie doch den ersten Anhalt für die nachfolgende weitere Erforschung unserer ausgestorbenen Vorfahren-Kette. In dem Vierteljahrhundert, welches seitdem verflossen ist, hat sich unser biologischer Gesichtskreis ausserordentlich erweitert; unsere empirischen Kenntnisse auf den Gebieten der

Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie sind in erstaunlichem Maasse gewachsen, Dank den vereinten Anstrengungen zahlreicher trefflicher Arbeiter und der Anwendung verbesserter Methoden. Viele wichtige Fragen der Biologie, welche damals noch als dunkle Räthsel vor uns standen, erscheinen heute gelöst; und wenn nach der dunklen Nacht mystischer Dogmatik der Darwinismus als die Morgenröthe eines neuen Tages klaren monistischen Naturerkennens erschien, so dürfen wir heute stolz und freudig sagen, dass es in unserem Forschungsgebiete heller, lichter Tag geworden ist.

Philosophen und Laien, welche den empirischen Quellen unserer „Schöpfungsurkunden" ebenso fern stehen, als den phylogenetischen Methoden ihrer historischen Verwerthung, haben noch neuerdings die Ansicht ausgesprochen, dass mit der Erkenntniss unseres thierischen Stammbaums weiter Nichts erreicht sei, als die Entdeckung einer „Ahnengallerie", wie man sie auf fürstlichen Schlössern findet. Dieses Urtheil würde richtig sein, wenn unsere im zweiten Theile der Anthropogenie begründete Progonotaxis weiter Nichts wäre, als die reihenweise Zusammenstellung von ähnlichen Thierformen, deren genetischen Zusammenhang wir nach der äusseren Aehnlichkeit ihrer Physiognomie vermutheten. Wie wir oben genügend bewiesen zu haben glauben, handelt es sich für uns um etwas ganz Anderes, um den morphologischen und historischen Nachweis des phylogenetischen Zusammenhangs jener Ahnenkette auf Grund ihrer Uebereinstimmung im inneren Körperbau und in der Keimesgeschichte; und bis zu welchem Maasse gerade diese geeignet ist, uns das Verständniss ihres inneren Wesens und seiner historischen Entwickelung zu eröffnen, das glaube ich im ersten Theile dieses Buches hinreichend gezeigt zu haben. Gerade in dem Nachweise des historischen Zusammenhanges erblicke ich den Kern seiner Bedeutung. Denn ich gehöre zu jenen Naturforschern, welche an eine wahre „Natur-Geschichte" glauben, und denen die historische Erkenntniss der Vergangenheit ebenso hoch steht wie die exacte Erforschung der Gegenwart. Der unschätzbare Werth des historischen Bewusstseins kann nicht genug betont werden in einer Zeit, in welcher die Geschichtsforschung bald ignorirt, bald auf den Kopf gestellt wird, und in welcher eine ebenso anspruchsvolle als beschränkte „exacte Schule" sie durch mechanische Experimente und mathematische Formeln ersetzen will. Die historische Bildung kann aber durch keinen anderen Wissens-Zweig ersetzt werden!

Freilich sind die Vorurtheile, welche der allgemeinen Anerkennung dieser „natürlichen Anthropogenie“ entgegenstehen, auch heute noch ungeheuer mächtig; sonst würde schon jetzt der uralte Streit der verschiedenen philosophischen Systeme zu Gunsten des Monismus entschieden sein. Es lässt sich aber mit Sicherheit voraussehen, dass die allgemeinere Bekanntschaft mit den genetischen Thatsachen jene Vorurtheile mehr und mehr vernichten und den Sieg der naturgemässen Auffassung von der „Stellung des Menschen in der Natur“ herbeiführen wird. Wenn man dieser Aussicht gegenüber vielfältig die Befürchtung aussprechen hört, dass dadurch ein Rückschritt in der intellectuellen und moralischen Entwickelung des Menschen herbeigeführt werde, so kann ich Ihnen dagegen meine Ueberzeugung nicht verbergen, dass dadurch gerade umgekehrt die fortschreitende Entwickelung des menschlichen Geistes in ungewöhnlichem Maasse gefördert werden wird. Denn jeder Fortschritt in der tieferen Erkenntniss der Wahrheit bedeutet zugleich einen Fortschritt in der höheren Ausbildung unserer menschlichen Vernunft; und in ihrer Anwendung auf das praktische Leben eine entsprechende Vervollkommung unserer Sittlichkeit. Nur durch Wahrheit und Vernunft aber können wir die schlimmsten Feinde des Menschengeschlechts bekämpfen: Unwissenheit und Aberglauben! Jedenfalls wünsche und hoffe ich, Sie durch diese Vorträge davon fest überzeugt zu haben, dass das wahre wissenschaftliche Verständniss des menschlichen Organismus nur auf demjenigen Wege erlangt werden kann, welchen wir überhaupt in der organischen Naturforschung als den einzig richtigen und zum Ziele führenden anerkennen müssen, auf dem Wege der

Entwickelungsgeschichte!

Apologetisches Schlusswort.

Die zahlreichen und scharfen Angriffe, welche die Anthropogenie seit Beginn ihres Erscheinens erfahren hat, werden mich rechtfertigen, wenn ich jetzt am Schlusse dieser vierten, umgearbeiteten Auflage meines Buches einige Worte zu seiner Vertheidigung hinzufüge. Dass ein Werk dieser Art von vornherein auf den heftigsten Widerstand in weiten Kreisen stossen muss, versteht sich von selbst. Denn es betritt eine neue Bahn der Forschung, die uns vor dreissig Jahren noch völlig verschlossen erschien; es versucht die hypothetische Beantwortung von schwerwiegenden Fragen, die fast allgemein überhaupt für unlösbar galten; es geräth Schritt für Schritt in Conflict mit festgewurzelten Vorurtheilen, die nicht allein in verschiedenen Gebieten der Wissenschaft, sondern auch des Glaubens und des praktischen Lebens für unumstösslich gelten. Es ist daher ganz naturgemäss, dass sowohl gegen meine Anthropogenie im Ganzen, wie gegen zahlreiche einzelne Sätze derselben sich eine heftige und erbitterte Opposition erhoben hat.

Soweit diese Angriffe wesentliche Principien-Fragen oder einzelne Lehrsätze von einiger Bedeutung betreffen, haben sie grösstentheils schon in den neuen Abschnitten und erläuternden Zusätzen dieser vierten Auflage ihre Beantwortung gefunden. Ausserdem liegt mir nun aber hier noch die Auseinandersetzung mit einem besonders gefährlichen und mächtigen Gegner ob, der sich aus der Reihe der engeren Fachgenossen erhoben hat, der sogenannten „exacten Schule“. Von dieser gehen die heftigsten Angriffe aus, welche die Anthropogenie seit nunmehr sechzehn Jahren zu erleiden hatte; sie betreffen sowohl die allgemeinen Grundanschauungen als auch viele einzelne Ausführungen, ganz besonders aber die Figuren, welche zu deren Illustration dienen. Namentlich hat Professor Wilhelm His in Leipzig in seiner Schrift über „Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung“ (1875) meine Darstellung und deren Illustration der schärfsten Kritik unterworfen

und die Behauptung aufgestellt, dass meine Zeichnungen „theils höchst ungetreu, theils geradezu erfunden sind". In seinem berechtigten Aerger über meine Angriffe auf seine Schneidertheorie (S. 53) beschuldigt mich His weiterhin der absichtlichen Unwahrheit, d. h. der Lüge, und erhebt sich zu folgenden pathetischen Sätzen: „Ich selbst bin im Glauben aufgewachsen, dass unter allen Qualificationen eines Naturforschers Zuverlässigkeit und unbedingte Achtung vor der thatsächlichen Wahrheit die einzige ist, welche nicht entbehrt werden kann. Auch heute noch bin ich der Ansicht, dass mit Wegfall dieser einen Qualification alle übrigen, und sollten sie noch so glänzend sein, erbleichen. Mögen daher Andere in Herrn Haeckel den thätigen und rücksichtslosen Parteiführer verehren, nach meinem Urtheil hat er durch die Art seiner Kampfführung selbst auf das Recht verzichtet, im Kreise ernsthafter Forscher als Ebenbürtiger mitzuzählen." (a. a. O. S. 171.)

Diese und andere Sätze, in denen mich Herr Geheim-Rath Wilhelm His öffentlich der absichtlichen Unwahrheit, der Lüge und der wissenschaftlichen Fälschung beschuldigt, haben ein weites Echo in der Presse gefunden. Insbesondere hat die orthodoxe und ultramontane Presse, der selbstverständlich die Anthropogenie ebenso wie die Natürliche Schöpfungsgeschichte ein Gräuel ist, diese schweren Anschuldigungen mit Begierde aufgenommen und mit Zuthaten verschärft [196]). Es kam so weit, dass im vorigen Jahre wohlwollende und um meine persönliche Ehre besorgte Freunde mich aufforderten, den Weg der gerichtlichen Rechtfertigung öffentlich zu betreten und die Redacteure jener clericalen Schmäh-Artikel wegen Beleidigung und Verläumdung zu verklagen.

Was würde geschehen, wenn ich diesen litterarischen Ehrenhandel zwischen mir und Herrn His wirklich vor Gericht brächte? Ein Richter-Collegium, aus modernen Juristen zusammengesetzt (— wie sie z. B. erst kürzlich einen Redacteur wegen Beleidigung des „Heiligen Rockes" in Trier, den Corrector (!) einer beleidigenden Druckschrift als Mitschuldigen des Verfassers verurtheilten! —), würde vielleicht, auf rein formale Schein-Gründe gestützt, mich „Schuldig" finden. Eine Jury hingegen, welche aus sachkundigen, unparteiischen und ehrlichen Fachgenossen bestände, würde mich ganz sicher einstimmig frei sprechen; dann fällt aber der Vorwurf des Dolus auf Herrn His! Selbst ein naher Freund des letzteren, Herr Professor Julius Kollmann in Basel, hat 1889 in einer für His sehr schmeichelhaften, aber unparteiisch gehaltenen Besprechung der „Anatomie menschlicher Embryonen

von His" zugestanden, dass meine Behauptung von der Aehnlichkeit der Wirbelthier-Embryonen, wenn auch übertrieben, doch thatsächlich begründet ist, „und die mala fides, die man ihr vorgeworfen, war sicherlich nicht vorhanden". (Verhandl. der Naturf. Gesellsch. in Basel, VIII., Heft 3, S. 665.)

Die hauptsächlichsten Anschuldigungen des Herrn His habe ich bereits in meiner Schrift „Ueber Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" widerlegt. Da aber noch vor Kurzem der Freund und Gesinnungsgenosse von His, Herr Geheim-Rath Victor Hensen in Kiel dieselben wieder aufgewärmt und in seiner Schrift über „Die Plankton-Expedition und Haeckel's Darwinismus" zur Begründung der schärfsten persönlichen Angriffe gegen mich benutzt hat, sehe ich mich doch genöthigt, hier nochmals darauf zurückzukommen. Die letzterwähnte Schrift von Hensen wird in einer mir vorliegenden Nummer (124) der Leipziger Zeitung (vom 2. Juni 1891) „als eine der bedeutsamsten Schriften der modernen Naturwissenschaft" gerühmt. Den Leser, der dieselbe daraufhin studiren will, möchte ich freundlichst ersuchen, zuvor meine Plankton-Studien (1890) zu lesen, durch welche die interessante Entgegnung von Hensen hervorgerufen wurde. [198])

Zur Sache selbst bemerke ich nun Folgendes: 1. Die grosse Mehrzahl der Figuren, welche die Anthropogenie illustriren, sind galvanoplastische Abdrücke von Holzschnitten, welche in den Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte von Kölliker und Hertwig enthalten, oder aus einer Anzahl von Monographien und kleineren Arbeiten (insbesondere von Hatschek, Rabl, Selenka, Van Beneden etc.) copirt sind. 2. Die grosse Mehrzahl der Figuren sind nicht „exacte und vollkommen naturgetreue Abbildungen", wie sie His verlangt, sondern sogenannte „Diagramme oder schematische Figuren", d. h. Abbildungen, welche nur das Wesentliche des Gegenstandes zeigen und das Unwesentliche fortlassen; — bisweilen sieht sich selbst Herr His zur Anwendung solcher Diagramme genöthigt und nennt sie dann: „Constructions-Bilder"! 3. Alle schematischen Abbildungen, wie sie tausendfach tagtäglich in Lehrbüchern und im Unterricht verwendet werden, sind als solche „erfunden"; d. h. der Naturforscher, der eine schematische Abbildung zur Illustration einer Thatsache benutzt, denkt sich etwas dabei; er verändert die wirkliche Form seines Objectes entsprechend der Vorstellung, welche er sich vom Wesen desselben bildet, und lässt dabei alles unnöthige und störende Beiwerk fort. 4. Herr

His konnte sich daher die Mühe sparen, alle einzelnen Figuren, die ich mehr oder weniger, dem darzustellenden Gedanken entsprechend, modellirt hatte, als „erfunden" zu bezeichnen, und daraufhin mich dem Publicum als Lügner und Betrüger zu denunciren; denn denselben Ehren-Titel verdienen dann auch Baer, Johannes Müller, Gegenbaur, Huxley und überhaupt fast alle denkenden Morphologen! Sie alle stellen den abzubildenden Gegenstand in ihren Diagrammen nicht so dar, wie sie ihn wirklich sehen, sondern wie sie ihn sich denken! 5. Völlig tadelfrei und tugendrein ist nach His (und vielen anderen „exacten" Pedanten) demgemäss nur der Photograph, oder derjenige „Physiograph", der gleich letzterem die Natur gedankenlos copirt. Hiernach überlasse ich dem Leser selbst die Entscheidung darüber, wer von uns Beiden im Rechte ist. Wie mir scheint, fällt der Vorwurf der Unwahrheit (— oder wenn sie bewusst ist: der Lüge! —) auf Herrn Geheim-Rath Wilhelm His und seine Genossen selbst zurück.

Die Vergleichung der Amnioten-Embryonen (Taf. VI—IX). Die täuschende Aehnlichkeit, welche die Embryonen der höheren Wirbelthiere, insbesondere der Reptilien, Vögel und Säugethiere, auf frühen Stadien ihrer individuellen Entwickelung zeigen, ist bekannt und bewundert, seitdem man begonnen hat sie zu vergleichen. In seiner classischen „Entwickelungsgeschichte der Thiere" (1828, Theil I, S. 221) sagt Carl Ernst von Baer Folgendes darüber: „Die Embryonen der Säugethiere, Vögel, Eidechsen und Schlangen, wahrscheinlich auch der Schildkröten, sind in frühen Zuständen einander ungemein ähnlich im Ganzen, sowie in der Entwickelung der einzelnen Theile; so ähnlich, dass man oft die Embryonen nur nach der Grösse unterscheiden kann. Ich besitze zwei kleine Embryonen in Weingeist, für die ich versäumt habe die Namen zu notiren; und ich bin jetzt durchaus nicht im Stande, die Klasse zu bestimmen, der sie angehören. Es können Eidechsen, kleine Vögel oder ganz junge Säugethiere sein. So übereinstimmend ist Kopf- und Rumpfbildung in diesen Thieren. Die Extremitäten fehlen aber jenen Embryonen noch. Wären sie auch da, auf der ersten Stufe der Ausbildung begriffen, so würden sie doch Nichts lehren, da die Füsse der Eidechsen und Säugethiere, die Flügel und Füsse der Vögel, sowie die Hände und Füsse der Menschen sich aus derselben Grundform entwickeln."

Die Bedeutung dieser täuschenden Aehnlichkeit aller Amnioten-Embryonen ergiebt sich sehr einfach durch die Erwägung

ihrer nahen Stammverwandtschaft; und um diese phylogenetischen Beziehungen zu illustriren, hatte ich in der ersten Auflage eine Anzahl von disponiblen Abbildungen zusammengestellt (Taf. VI, VII). Da ich inzwischen eine grössere Anzahl von besser conservirten Embryonen erhalten habe, konnte ich jene unvollkommenen Abbildungen in dieser vierten Auflage durch bessere ersetzen (Taf. VI—IX). Der Zweck dieser vergleichenden Zusammenstellung war der, anschaulich zu machen, wie aus höchst ähnlichen Keimformen ganz verschiedene Klassen-Typen sich entwickeln. Nach dem biogenetischen Grundgesetze wird uns dadurch verständlich, wie diese verschiedenen Wirbelthier-Klassen ursprünglich aus einer und derselben Stammform hervorgehen konnten.

Herr His begnügt sich nun nicht damit, jene Figuren an sich der schärfsten Kritik zu unterziehen und mir die schwersten Vorwürfe über theils wirkliche, theils angebliche Ungenauigkeiten derselben zu machen (— was für die zu illustrirende Thatsache ganz gleichgültig ist! —); sondern er schiebt mir auch sinnlose Behauptungen unter, an die ich niemals gedacht habe. Er ergeht sich in seitenlangen Widerlegungen einer angeblich behaupteten Identität jener Embryonen, und macht sich das Vergnügen, mit leeren, von ihm selbst aufgebauten Windmühlen zu kämpfen. Schon vor 25 Jahren habe ich in meiner Generellen Morphologie (Bd. II, S. 202) an die Spitze aller Anpassungs-Gesetze das „Gesetz der individuellen Abänderung“ gestellt: „Alle organischen Individuen sind von Beginn ihrer individuellen Existenz an ungleich, wenn auch oft höchst ähnlich.“ Die Erläuterung dieses Gesetzes, welches auch in sämmtlichen acht Auflagen der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ enthalten ist, beweist zur Genüge, was ich von jener angeblich behaupteten „Identität der Embryonen“ halte.

Ich will es dem freundlichen Leser und mir ersparen, hier noch auf die berühmte „Geschichte von den drei Clichés“ einzugehen, welche Herr His in sittlicher Entrüstung auf vier Seiten seiner Schrift über „Unsere Köperform“ bespricht, und welche sein Freund Rütimeyer „als eine, den öffentlichen Credit des Forschers tief schädigende Versündigung gegen wissenschaftliche Wahrheit“ sofort gerügt hat. Diese viel besprochene „Geschichte von den drei Clichés“, die nach der Ansicht der „exacten“ Schule meinem Credit als Naturforscher den Todesstoss gegeben hat, besitzt eine gewisse Aehnlichkeit mit Lessing's „Geschichte von den drei Ringen“. Die sachkundigen Fachgenossen wissen, dass es sich dabei um eine höchst unbesonnene Thorheit handelte, welche ich

bona fide bei der übereilten Herstellung der wenigen Illustrationen zur ersten Auflage der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (1868) beging. Ich illustrirte mit drei identischen Figuren drei höchst ähnliche Objecte, so ähnlich, dass bekanntlich kein Embryologe sie zu unterscheiden im Stande ist (vergl. oben S. 860, Baer). Schon in der zweiten Auflage verbesserte ich diesen formalen Fehler, der mir den äussern Schein wissentlich falscher Darstellung zuzog. Trotzdem hat Herr Geheim-Rath Hensen es für passend erachtet, noch vor wenigen Wochen in seiner erwähnten Schrift über die Plankton-Expedition auf diesen vor 23 Jahren begangenen und von mir selbst alsbald corrigirten Fehler zurückzukommen. Der biedere Recensent der „Leipziger Zeitung“ (Nr. 124), welcher die unglaublich schwache und confuse Schrift von Hensen „als eine der bedeutsamsten der modernen Naturwissenschaft“ preist, unterlässt nicht, hinzuzufügen: „Haeckel hat nur einen Fehler, er ist kein Forscher und kein Gelehrter. Als Arbeiter in der Wissenschaft hat er seinen Credit längst verloren, aber auch als Darwinist ist seine Stellung unbedingt anfechtbar“! Das hat ja His gezeigt, „einer unserer ersten Anatomen und Embryologen“ (!!).

Der Leipziger Kritiker darf sich beruhigen! Ich danke täglich meinem Schicksal, dass es mich nicht zu einem „exacten“ Naturforscher von der Sorte „His-Hensen“ gestempelt hat! Auch habe ich nicht das mindeste Bedürfniss, irgend welchen „Credit“ in der Wissenschaft zu besitzen, wenigstens in jener deutschen Gesellschaft von Stuben-Gelehrten und Pedanten, von „Schriftgelehrten und Pharisäern“, bei denen die erstrebte Ehren-Bezeichnung des exacten Forschers besser durch die wahre Bezeichnung des bornirten ersetzt wird; bei denen die Thatsache und nicht der Gedanke die Wissenschaft machen soll! Meine Freude und meine Lust ist es seit 50 Lernjahren und 30 Lehrjahren, das wundervolle Prachtgebäude unserer irdischen Lebenswelt mit offenen Augen vorurtheilsfrei zu betrachten, mir meine eigenen Gedanken zur Erklärung der biologischen Thatsachen zu machen, und nach besten Kräften zur Verbreitung ihrer Erkenntniss beizutragen. „Credit“ brauche ich dazu nicht! Wie viel von dem mancherlei Neuen, was ich dabei mit redlichstem Bemühen in die Wissenschaft hineingetragen, richtig und von bleibendem Werthe ist, das kann erst die Zukunft lehren!

Ich kann aber dieses apologetische Schlusswort nicht beenden, ohne auch an dieser Stelle darauf hinzuweisen, wie erbärmlich und verächtlich das Verfahren meiner Gegner ist, immer (bona

fide??) mit äusserlichen Scheingründen, Bekrittelung kleiner Fehler und Verdächtigung wissenschaftlicher Fälschung an hundert schwachen Seiten meiner Arbeiten herumzunagen, während ihnen doch die Grundgedanken meiner consequent durchgeführten Theorien zahlreiche viel wichtigere und würdigere Angriffs-Objecte darbieten. Eine solche „Art der Kampfführung“, wie sie z. B. Herr Geheim-Rath WILHELM HIS in seiner gegen mich gerichteten Streitschrift über „Unsere Körperform“ (1875) angewandt hat, ist einfach kindisch! Sie ist ebenso kindisch, wie die allgemeinen Erörterungen des Herrn HIS über die Begriffe der Erklärung, des Naturgesetzes, der Fälschung, der wahren Wissenschaft u. s. w.; Erörterungen, welche bei diesem angesehenen „Physiologen“ einen bedenklichen Mangel an historischer, morphologischer und philosophischer Vorbildung verrathen!

In dieser Beziehung, wie auch in anderen, muss ich übrigens Herrn Geheim-Rath HENSEN in Kiel die Ehre lassen, dass er sowohl logischer und consequenter als ehrlicher und wahrer ist, als sein Freund HIS in Leipzig. HENSEN hat uns erst neuerlichst wieder, in seiner vorerwähnten Plankton-Schrift versichert, dass die Descendenz-Theorie eine unbewiesene Hypothese ist, die Species-Constanz hingegen eine gesicherte Thatsache; nach ihm ist das biogenetische Grundgesetz vollkommener Unsinn, und meine Unterscheidung von Palingenie und Cenogenie einfach lächerlich; er ersetzt sie durch eine neue „Theorie der Durcheinander-Schiebungen der Gewebe“. Ausserdem ist HENSEN (— trotz alles Geredes von mechanischer Natur-Auffassung! —) ehrlicher Dualist: „Etwas Unfruchtbareres und Oederes als HAECKEL's Monismus war doch kaum zu denken“ (!).

In allen diesen wichtigen, eng unter sich zusammenhängenden Fragen ist HENSEN ehrlicher und consequenter als HIS. Die zahlreichen embryologischen Schriften von HIS haben ausgesprochener Maassen den Hauptzweck, die Keimesgeschichte mechanisch-physiologisch aus sich selbst zu erklären, ohne jede Beziehung zur Stammesgeschichte. Diese letztere ist ja nach seiner Ansicht: „ein weiter Umweg, dessen die ontogenetischen Thatsachen, als unmittelbare Folgen physiologischer Entwickelungs-Principien, zu ihrer Erklärung gar nicht bedürfen“ (!!). Die wichtigsten Begriffe der Descendenz-Theorie und der wissenschaftlichen Morphologie: Anpassung, Homologie, Rückschlag, abgekürzte Vererbung u. s. w. sind nach HIS schädliche dogmatische Schulbegriffe, „deren Anwendung nothwendig abstumpfend auf den kritischen Sinn wirkt

und auf die Dauer wissenschaftliche Zustände ungesunder Art erzeugen muss"; er warnt die jüngeren Forscher nachdrücklich vor „solch unzuverlässigem Rüstzeug" (!). Man kann nicht eindringlicher die Berechtigung des Transformismus, der damit verknüpften Phylogenie und des darauf gestützten biogenetischen Grundgesetzes bekämpfen, als es im grösseren Theile der angeführten Schrift von His geschehen ist. Das hindert ihn aber nicht, an anderen Stellen derselben Schrift den Begründer jener Lehren, Charles Darwin, mit gänzlich unmotivirten Lobsprüchen zu überhäufen. Da erfahren wir zu unserer Ueberraschung, dass „uns durch Darwin's schöpferische Arbeiten die Augen geöffnet worden sind für die unter unsern Augen fortwährend vor sich gehenden Neubildungen organischer Formen"; ja, noch mehr! „Mächtig hat die Descendenz-Theorie eingegriffen in unser gesammtes Wissen und Denken von der organischen Natur. Unser Geist ist befreit worden von Schranken, die ihn durch Jahrhunderte behemmt hatten, unser Gesichtskreis auf das Umfänglichste erweitert, unsere Einsicht in den Zusammenhang der Dinge erheblich vermehrt" (!). Wenn Herr His diese Verherrlichung des Transformismus wirklich ernst meint, dann mag er selbst erklären, wie sie sich mit der sonstigen Tendenz seines Buches zusammenreimt! Ein Anderer kann es gewiss nicht! Oder gehört diese doppelzüngige Rede auch zu der gepriesenen „unbedingten Achtung vor der thatsächlichen Wahrheit"?

Die Anthropogenie, wie sie hier vorliegt, ist in ihrem zweiten Theile, der Stammesgeschichte unseres Geschlechtes, freilich nur ein Hypothesen-Gebäude. Das liegt aber in der Natur des Gegenstandes selbst, genau so wie in der Geologie. Und wie die Entwickelungsgeschichte unserer Erde — trotz ihres hypothetischen Charakters — mit Recht als eine höchst interessante und wichtige Wissenschaft angesehen wird, so behaupten wir dasselbe auch für die Phylogenie unseres Geschlechtes. Die empirischen Grundlagen, oder die historischen „Schöpfungsurkunden", sind für die letztere nicht weniger reich und ergiebig als für die erstere. Das gilt in erster Linie von der Keimesgeschichte unseres Körpers, deren Grundzüge im ersten Theile dieses Buches mit Rücksicht auf den zweiten erzählt sind. Der Zweck der Anthropogenie würde erreicht sein, wenn der Leser daraus die Ueberzeugung von dem innigen Zusammenhange dieser beiden Theile unserer Entwickelungsgeschichte gewänne.

Noten, Anmerkungen und Litteraturnachweise.

---

1. (S. 3.) Anthropogenie (griechisch) = Entwickelungsgeschichte des Menschen; von *Anthropos* (ἄνθρωπος) = Mensch, und *Geneā* (γενεά) = Entwickelungsgeschichte. Ein eigentliches griechisches Wort für „Entwickelungsgeschichte" giebt es nicht; man gebraucht statt dessen entweder γενεά (= Abstammung, Abkunft) oder γονεία (= Zeugung). Wenn man *Goneia* dem *Genea* vorzieht, so muss man *Anthropogonie* schreiben. Das von Josephus zuerst gebrauchte Wort „*Anthropogonie*" bedeutet jedoch nur „Menschen-Erzeugung". *Genesis* (γένεσις) bedeutet: „Entstehung, Entwickelung"; daher *Anthropogenesis* = „Entwickelung des Menschen".

2. (S. 4.) Embryo (griechisch) = Keim (ἔμβρυον). Eigentlich „τὸ ἐντὸς τῆς γαστρὸς βρύον" (Eust.), d. h. „die ungeborene Frucht im Mutterleibe" (bei den Römern *foetus*, richtiger *fetus*). Diesem ursprünglichen Sinne gemäss sollte man den Ausdruck *Embryo* stets nur auf denjenigen jugendlichen Organismus anwenden, der noch „von der Eihülle umschlossen ist". (Vergl. meine Generelle Morphologie, Bd. II, S. 20.) Missbräuchlich werden aber häufig auch verschiedene, frei bewegliche Jugendzustände von niederen Thieren (Larven u. s. w.) als „Embryonen" bezeichnet. Das embryonale Leben endet mit dem Geburtsacte.

3. (S. 6.) Embryologie (griechisch) = Keimlehre, von *Embryon* (ἔμβρυον) = Keim, und *Logos* (λόγος) = Lehre. Sehr häufig wird noch heute die gesammte „Entwickelungsgeschichte des Individuums" fälschlich als „Embryologie" bezeichnet. Denn entsprechend dem Begriffe *Embryo* (Note 2) sollte man unter *Embryologie* oder *Embryogenie* nur die „Entwickelungsgeschichte des Individuums innerhalb der Eihüllen" verstehen. Sobald der Organismus dieselben verlassen hat, ist er nicht mehr eigentlicher „Embryo". Die späteren Veränderungen desselben sind Gegenstand der Metamorphosenlehre oder *Metamorphologie.*

4. (S. 6.) Ontogenie (griechisch) = Keimesgeschichte oder „Individuelle Entwickelungsgeschichte"; von *Onta* (ὄντα) = Individuen, und *Genea* (γενεά) = Entwickelungsgeschichte. (Vergl. Note 1.) Die Ontogenie als die gesammte „Entwickelungsgeschichte

des Individuums" umfasst sowohl die Embryologie als die Metamorphologie (Note 3). Gener. Morphol. Bd. II, S. 30.

5. (S. 6.) Phylogenie (griechisch) = Stammesgeschichte oder „Paläontologische Entwickelungsgeschichte"; von *Phylon* (φῦλον) = Stamm, und *Genea* (γενεά) = Entwickelungsgeschichte. Unter *Phylon* verstehen wir stets die Gesammtheit aller blutsverwandten Organismen, die ursprünglich von einer gemeinsamen Stammform abstammen. Die Phylogenie umfasst Paläontologie und Genealogie. Gener. Morphol. Bd. II, S. 305.

6. (S. 6.) Biogenie (griechisch) = Entwickelungsgeschichte der Organismen oder der lebendigen Naturkörper im weitesten Sinne! Organische Bildungsgeschichte. (*Geneā tu biu.*) βίος = Leben.

7. (S. 7.) Das biogenetische Grundgesetz. Vergl. meine „Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Organismen" (Generelle Morphologie, 1866, Bd. II), S. 300 (Thesen von dem Causalnexus der biontischen und der phyletischen Entwickelung); ferner meine „Philosophie der Kalkschwämme" (Monographie der Calcispongien, 1872, Bd. I, S. 471); sowie meine „Natürliche Schöpfungsgeschichte" (VIII. Auflage, 1889, S. 362).

8. (S. 9.) Palingenesis (griechisch) = Ursprüngliche Entwickelung, von *Palingenesia* (παλιγγενεσία) = Wiedergeburt, Wiederaufleben, Erneuerung des früheren Entwickelungsganges. Daher *Palingenie* = Auszugsgeschichte (von πάλιν = wiederholt, und γενεά, Entwickelungsgeschichte).

9. (S. 10.) Cenogenesis (griechisch) = Abgeänderte Entwickelung, von *Cenos* (κενός) = fremd, bedeutungslos, nichtig; und *Geneā* (γενεά) = Entwickelungsgeschichte. Man kann statt *Cenogenie* auch *Caenogenie* schreiben, und den Begriff von καινός = fremd, neu, ableiten. Vergl. den trefflichen Aufsatz von Gegenbaur über „Anatomie und Ontogenie" (Morphol. Jahrb. Bd. XV, 1889). Die Veränderungen der Palingenesis, welche durch die Cenogenesis eingeführt werden, sind Störungen oder Fälschungen, fremde nichtige Zuthaten zu dem ursprünglichen wahren Entwickelungsgang. *Cenogenie* = Störungsgeschichte.

10. (S. 11.) Lateinische Fassung des biogenetischen Grundgetzes: „Ontogenesis summarium vel recapitulatio est phylogeneseos, tanto integrius, quanto hereditate palingenesis conservatur, tanto minus integrum, quanto adaptatione cenogenesis introducitur." Vergl. meine „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" (Jena 1875, S. 77).

11. (S. 15). Werkursachen und Zweckursachen. Die monistische oder mechanistische Naturphilosophie nimmt an, dass überall in der Natur, in den organischen wie in den anorganischen Processen, ausschliesslich unbewusste oder werkthätige, nothwendig wirkende Ursachen existiren (*Causae efficientes*, *Mechanismus*, *Mechanologie*). Hingegen behauptet die dualistische oder vitalistische Naturphilosophie, dass letztere nur in den anorganischen Processen ausschliesslich wirken, während in den organischen daneben noch besondere

Zweckursachen thätig sind, bewusste oder zweckthätige, zweckmässig wirkende Ursachen (*Causae finales*, *Vitalismus*, *Teleologie*). (Vergl. meine Generelle Morphologie, Bd. I, S. 94).

12. (S. 15.) Monismus und Dualismus. Die Einheitsphilosophie oder der *Monismus* ist weder extrem materialistisch, noch extrem spiritualistisch, sondern erscheint als Versöhnung und Verschmelzung dieser entgegengesetzten Principien, indem sie überall die ganze Natur als Einheit erfasst und überall nur werkthätige Ursachen anerkennt. Die Doppel-Philosophie hingegen oder der *Dualismus* hält Natur und Geist, Stoff und Kraft, Welt und Gott, anorganische und organische Natur für getrennte, grundverschiedene und unabhängige Existenzen. Vergl. S. 852.

13. (S. 18.) Morphologie und Physiologie. Die Morphologie (als die Formenlehre) und die Physiologie (als die Functionslehre der Organismen) sind zwar eng zusammengehörige, aber coordinirte, von einander unabhängige Wissenschaften. Beide zusammen bilden die Biologie oder „Organismen-Lehre". Jede von beiden hat ihre besonderen Methoden und Hilfsmittel. Vergl. Gener. Morphol. Bd. I, S. 17—21; sowie meinen Vortrag über „Entwickelungsgang und Aufgaben der Zoologie." (Ges. Popul. Vortr. Heft II.)

14. (S. 18.) Morphogenie und Physiogenie. Die bisherige Biogenie oder „Entwickelungsgeschichte der Organismen" war fast ausschliesslich *Morphogenie*. Wie diese uns erst das wahre Verständniss der organischen Formen eröffnet hat, so wird uns später die *Physiogenie* die tiefere Erkenntniss der Functionen durch Aufdeckung ihrer historischen Entwickelung ermöglichen. Sie hat die fruchtbarste Zukunft. Vergl. meine „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" 1875 (S. 92—98).

15. (S. 24.) Aristoteles, Fünf Bücher von der Zeugung und Entwickelung der Thiere. (Griechisch: *Perī Zoōn Genēseos* = περὶ ζῴων γενέσεως). Griechisch und Deutsch von Aubert und Wimmer. Leipzig 1860. Vergl. auch Jürgen Bona Meyer: Aristoteles' Thierkunde (1855).

16. (S. 24.) Parthenogenesis. Ueber die „jungfräuliche Zeugung" oder die „unbefleckte Empfängniss" der wirbellosen Thiere, insbesondere der Gliederthiere (Crustaceen, Insecten), vergl. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871. Georg Seidlitz, Die Parthenogenesis und ihr Verhältniss zu den übrigen Zeugungs-Arten im Thierreich. Leipzig 1872. Bei den Menschen, wie bei den übrigen Wirbelthieren, kommt „unbefleckte Empfängniss" niemals vor.

17. (S. 29.) Präformations-Theorie. Diese Theorie wird in Deutschland gewöhnlich als „*Evolutions-Theorie*", im Gegensatz zur *Epigenesis-Theorie* bezeichnet. Da aber in England, Frankreich und Italien meistens umgekehrt diese letztere „*Evolutions-Theorie*" genannt und mithin „Evolution" und „Epigenesis" als gleichbedeutend gebraucht werden, erscheint es zweckmässiger, jene erstere *Präformations-Theorie* zu nennen. Neuerdings hat wieder

Kölliker seine „Theorie der heterogenen Zeugung" (Note 47) als „*Evolutionismus*" bezeichnet.

18. (S. 20.) W. Preyer, 1881, Die Seele des Kindes. Beobachtungen über die geistige Entwickelung des Menschen in den ersten Lebensjahren (III. Aufl. 1890). Specielle Physiologie des Embryo — Untersuchungen über die Lebenserscheinungen vor der Geburt. 1885.

19. (S. 35.) Caspar Friedrich Wolff's hinterlassene Schriften sind zum Theil noch nicht publicirt. Manuscripte liegen in Petersburg. Seine bedeutendsten Schriften bleiben die Doctor-Dissertation *Theoria generationis* (1759, später auch in's Deutsche übersetzt) und die mustergültige Abhandlung *De formatione intestinorum* (Ueber die Bildung des Darmcanals). Nov. Comment. Acad. Sc. Petropol. XII, 1768; XIII, 1769. Deutsch von Meckel. Halle 1812.

20. (S. 43.) Christian Pander, *Historia metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit. Wirceburgi* 1817. (*Dissertatio inauguralis*). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eie. Würzburg 1817.

21. (S. 43.) Carl Ernst von Baer, Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. 2 Bände. Königsberg 1828—1837. Ausser diesem Hauptwerke vergleiche: Nachrichten über Leben und Schriften des Dr. Carl Ernst von Baer, mitgetheilt von ihm selbst. Petersburg 1865.

22. (S. 49.) Ontogenetische Litteratur. Verzeichnisse derselben finden sich in den S. 40 citirten Lehrbüchern von Kölliker, Balfour, Hertwig, Hoffmann, Korschelt und Heider. Ueber die jährlichen Fortschritte derselben sind die zoologischen und medicinischen Jahresberichte zu vergleichen (Berlin).

23. (S. 49.) Theodor Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839. (Die umfassende Grundlage der Zellentheorie).

24. (S. 58.) Ernst Haeckel, Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. VIII, 1873, S. 1—56. Die Grundzüge der Gastraea-Theorie sind bereits in der 1872 erschienenen „Philosophie der Kalkschwämme" enthalten.

25. (S. 59.) Oscar Hertwig und Richard Hertwig, 1881. Die Coelom-Theorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Vergl. darüber den X. Vortrag und die Litteratur auf S. 218.

26. (S. 60.) Ernst Haeckel, 1884. Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie. (Phylogenetische und tectogenetische Theorien. Archiblast und Parablast. Die Symbiose der Wirbelthiere etc.).

27. (S. 70.) Immanuel Kant, Kritik der teleologischen Urtheilskraft, 1790, § 74 und § 79. Vergl. meine Natürl. Schöpfungsgesch. VIII. Aufl., S. 89—95.

28. (S. 72.) Jean Lamarck, Philosophie Zoologique ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux etc. 2 Tomes. Paris 1809. Nouvelle édition, revue et précédée d' une introduction biographique par Charles Martins. Paris 1873. In's Deutsche übersetzt von Arnold Lang. Jena 1875.

29. (S. 76.) Wolfgang Goethe, zur Morphologie. Bildung und Umbildung organischer Naturen. Vergl. über Goethe's morphologische Studien vorzüglich Oscar Schmidt, Goethe's Verhältniss zu den organischen Naturwissenschaften (Jena 1853); Rudolph Virchow, Goethe als Naturforscher (Berlin 1861); Helmholtz, Ueber Goethe's naturwissenschaftliche Arbeiten (Popul. wissenschaftl. Vorträge. Braunschweig 1865). S. Kalischer, Goethe's Verhältniss zur Naturwissenschaft und seine Bedeutung in derselben (Berlin 1878).

30. (S. 83.) Ueber Charles Darwin's Leben und Schriften vergl. ausser den S. 80 angeführten Schriften insbesondere Preyer, Charles Darwin („Ausland", No. 14, 1870). Michele Lessona, 1883, Carlo Darwin. Ernst Krause (Carus Sterne) 1866, Charles Darwin und sein Verhältniss zu Deutschland. Ueber Darwin's Grossvater vergl. Ernst Krause, Erasmus Darwin und seine Stellung in der Geschichte der Descendenz-Theorie, 1880.

31. (S. 85.) Darwin und Wallace. Den Grundgedanken der Selections-Theorie haben Charles Darwin und Alfred Wallace unabhängig von einander gefunden. Vergl. Alfred Russel Wallace, Beiträge zur natürlichen Zuchtwahl, 1870; Der Darwinismus, 1891.

32. (S. 86.) Von Thomas Huxley's zahlreichen Schriften sind ausser den im Texte angeführten vorzüglich folgende populäre Werke hervorzuheben: Ueber unsere Kenntniss von den Ursachen der Erscheinungen in der organischen Natur (übersetzt von Carl Vogt, 1865) und: Grundriss der Physiologie in populären Vorlesungen, 1871. Ferner: Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch von Ratzel. 1873.

33. (S. 87.) Gustav Jaeger, Zoologische Briefe. Wien 1876. Lehrbuch der allgemeinen Zoologie. Stuttgart 1875.

34. (S. 87.) Ernst Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. I. Band: Allgemeine Anatomie. II. Band: Allgemeine Entwickelungsgeschichte. Berlin 1866. (Vergriffen.)

35. (S. 87.) Ernst Haeckel, 1868, Natürliche Schöpfungs-Geschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwickelungslehre im Allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck im Besonderen. Mit 20 Tafeln, zahlreichen Holzschnitten und systematischen Tabellen. VIII. Aufl. 1889.

36. (S. 87.) Charles Darwin, *The descent of man and selection in relation to sex.* 2 Voll. London 1871. In's Deutsche über-

setzt von Victor Carus unter dem Titel: Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 2 Bde. Stuttgart 1871.

37. (S. 92.) Carl Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1859. (II. Aufl. 1870.) Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1874. (II. Aufl. 1878.) Ferner: Morphologisches Jahrbuch, Bd. I—XVII. 1876—1891.

38. (S. 96.) Migrations-Theorie. Moritz Wagner, Die Darwin'sche Theorie und das Migrations-Gesetz der Organismen. Leipzig 1868. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. 1889. August Weismann, Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artenbildung. Leipzig 1871.

39. (S. 97.) Carus Sterne, Werden und Vergehen. Eine Entwickelungsgeschichte des Naturganzen in gemeinverständlicher Fassung. Berlin 1876. (III. Aufl. 1886.) Louis Agassiz, ein „Gründer" in der Naturwissenschaft. „Gegenwart", Berlin 1876.

40. (S. 98.) Ernst Haeckel, Die Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien.) Eine Monographie und ein Versuch zur analytischen Lösung des Problems von der Entstehung der Arten. I. Band: Biologie der Kalkschwämme. II. Band: System der Kalkschwämme. III. Band: Atlas der Kalkschwämme (mit 60 Tafeln). Berlin 1872.

41. (S. 105.) Ueber die Individualität der Zellen und die neueren Reformen der Zellentheorie vergl. meine Individualitätslehre oder Tectologie. (Gener. Morphol. Bd. I, S. 239—274.) Rudolf Virchow, Cellularpathologie. IV. Aufl. Berlin 1871.

42. (S. 113.) Die Plastiden-Theorie und die Zellen-Theorie. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. 1870, Bd. V, S. 492. Vergl. die Litteratur auf S. 102.

43. (S. 128.) Gegenbaur, Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbelthier-Eier mit partieller Dottertheilung. Archiv f. Anat. u. Phys. 1861, S. 491. Edouard Van Beneden, 1870. Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf.

44. (S. 128.) Ernst Haeckel, Ueber Arbeitstheilung in Natur und Menschenleben. Virchow-Holtzendorff's Sammlung von Vorträgen 1869, Heft 78. II. Aufl.

45. (S. 125, 790.) Monogonie. (*Generatio neutralis.*) Ueber die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Schizogonie, Sporogonie etc.) vergl. meine Gener. Morphol. Bd. II, S. 36—58.

46. (S. 131, 791.) Amphigonie. (*Generatio sexualis.*) Ueber die verschiedenen Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung (Hemaphroditismus, Gonochorismus etc.) vergl. meine Gener. Morphol. Bd. II, S. 58—69.

47. (S. XVIII, 87.) Sprungweise und allmähliche Entwickelung. Die Theorie der sprungweisen Entwickelung hat neuerdings namentlich Kölliker ausgebildet und sie als „Heterogene Zeugung" der von uns vertretenen „allmählichen Entwickelung" entgegengesetzt. (Zeitschr. f. wissens. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 181, und Alcyonarien, 1872, p. 384—415.) Diese Theorie

zeichnet sich dadurch aus, dass sie nur innere, völlig unbekannte Ursachen für die „sprungweise Entstehung der Arten“ annimmt, ein sogenanntes „grosses Entwickelungsgesetz“ (in der That ein leeres Wort!). Hingegen erblicken wir mit DARWIN in den Thatsachen der Vererbung und Anpassung hinreichend bekannte (theils innere, theils äussere) physiologische Ursachen, welche uns unter dem Einflusse des Kampfes um's Dasein die allmähliche Entstehung der Arten mechanisch erklären.

48. (S. 132.) Unbefleckte Empfängniss kommt im Stamme der Wirbelthiere niemals vor. Das berühmte „Dogma von der unbefleckten Empfängniss der Jungfrau Maria“, das in der neuesten Culturgeschichte eine so wichtige Rolle spielt, und an das so viele „Gebildete“ glauben, ist gleich dem „Dogma der päpstlichen Unfehlbarkeit“ eine freche Verhöhnung der menschlichen Vernunft. Hingegen findet sich Parthenogenesis häufig bei Gliederthieren (Note 16).

49. (S. 132.) Befruchtung der Blumen durch Insecten. CHARLES DARWIN, Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten, übersetzt von BRONN. 1862. HERMANN MÜLLER, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten und die gegenseitigen Anpassungen Beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Leipzig 1873.

50. (S. 150.) Der Vorgang der Befruchtung beim Menschen hat sehr verschiedene Auffassungen erfahren und wird selbst heute noch oft als ein ganz mysteriöser Process, oder selbst als ein übernatürliches Wunder aufgefasst. In der That ist derselbe ebensowenig „wunderbar oder übernatürlich“ als der Vorgang der Verdauung, der Muskelbewegung oder irgend eine andere physiologische Function. Ueber die älteren Ansichten vergl. LEUCKART, Artikel „Zeugung“ in R. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie. 1850.

51. (S. 147, 791.) Die Psychologie und die Befruchtung. Die Wahlverwandtschaft der beiderlei Geschlechtszellen (*Gonidien*), welche beim Befruchtungs-Processe verschmelzen, kann von der Physiologie als ein *Chemotropismus* bezeichnet werden; diesem liegen aber sinnliche (erotische) Functionen der Zellseele zu Grunde, welche für die allgemeine monistische Psychologie von der grössten Bedeutung sind. Vergl. Note 195.

52. (S. 151.) Das Plasson der Stammzellen kann, morphologisch betrachtet, als eine homogene und structurlose Substanz erscheinen, ebenso wie dasjenige der Moneren. Damit steht nicht in Widerspruch, dass wir den Plastidulen oder den „Plasson-Molekülen“ hypothetisch eine sehr zusammengesetzte Molekular-Structur zuschreiben; diese wird um so verwickelter sein, je höher der aus der Cytula hervorgehende Organismus steht, und je länger mithin die Vorfahrenkette desselben ist, je zahlreicher die vorhergegangenen Vererbungs- und Anpassungs-Processe.

53. (S. 150.) Die Stammzelle oder Cytula, als der einzellige Grundstein des neu sich aufbauenden kindlichen Organismus,

kann in ihrer fundamentalen Bedeutung nur dann richtig gewürdigt werden, wenn man den constituirenden Antheil der beiden zeugenden Zellen an ihrer Zusammensetzung gleichmässig würdigt.

54. (S. 151.) Der einzellige Keim-Organismus bedarf zum richtigen Verständniss seiner morphologischen und physiologischen Bedeutung durchaus der eingehenden Vergleichung mit dem einzelligen Stamm-Organismus der Protozoen. Vergl. meine Studien über Moneren und andere Protisten (1870).

55. (S. 155.) Protozoa und Metazoa. Wie im Pflanzenreiche die einzelligen *Protophyten* und die gewebebildenden *Metaphyten*, so sind im Thierreiche die *Protozoen* und *Metazoen* principiell zu trennen. (Vergl. die „Studien zur Gastraea-Theorie", 1873, S. 12; sowie den XVII. Vortrag meiner „Natürl. Schöpfungsgeschichte", VIII. Aufl., S. 401—421).

56. (S. 156.) Die Einheit der zoogenetischen Auffassung, welche die Gastraea-Theorie herbeiführt, ist durch die zahlreichen, gegen letztere gerichteten Angriffe bisher nicht erschüttert worden; denn keiner der letzteren hat etwas Positives an deren Stelle setzen können; mit blosser Negation ist aber auf diesem schwierigen Gebiete kein Fortschritt zu erzielen.

57. (S. 157.) Eifurchung und Gastrulation der Säugethiere. Vergl. die neueren Arbeiten, welche auf S. 182 und 206 citirt sind, insbesondere Selenka, Kupffer und Van Beneden.

58. (S. 157.) Ernst Haeckel, Arabische Korallen. Ein Ausflug nach den Korallenbänken des Rothen Meeres und ein Blick in das Leben der Korallenthiere. Populäre Vorlesung mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Mit 5 Tafeln in Farbendruck und 20 Holzschnitten. Berlin 1876.

59. (S. 159.) Die Zahl der Blastomeren oder Furchungszellen nimmt bei der ursprünglichen Gastrulation, bei der reinen Form der palingenetischen Eifurchung, in geometrischer Progression zu. Jedoch schreitet diese bei verschiedenen archiblastischen Thieren bis zu einer verschiedenen Höhe fort, so dass also die Morula, und ebenso die Blastula, bald aus 32, bald aus 64, bald aus 128 oder mehr Zellen besteht etc.

60. (S. 159.) Maulbeerkeim oder Morula. Die Furchungszellen, welche die Morula nach Abschluss der palingenetischen Eifurchung zusammensetzen, erscheinen gewöhnlich vollkommen gleichartig, ohne morphologische Unterschiede in Grösse, Form und Zusammensetzung. Das schliesst jedoch nicht aus, dass dieselben schon während der Furchung sich in animale und vegetative Zellen gesondert und physiologisch differenzirt haben, wie es Fig. 2 und 3 auf Taf. II andeuten.

61. (S. 159.) Die Keimblase oder „Keimhautblase" der niederen Thiere (*Blastula* oder *Blastosphaera*) ist nicht zu verwechseln mit der wesentlich verschiedenen „Keimblase" oder „Keimdarmblase" der Säugethiere, welche zweckmässiger *Gastrocystis* oder *Blastocystis* genannt wird. Diese cenogenetische

Gastrocystis und jene palingenetische *Blastula* werden noch oft unter dem Namen „Keimblase oder *Vesicula blastodermica*“ ganz irrthümlich zusammengeworfen. Vergl. S. 280.

62. (S. 160.) Den Begriff der Gastrula habe ich zuerst 1872 festgestellt in meiner Monographie der Kalkschwämme (Bd. I, S. 333, 345, 466). Ich habe schon damals die „ausserordentlich grosse Bedeutung der Gastrula für die generelle Phylogenie des Thierreiches“ betont (l. c. S. 333). „Die Thatsache, dass diese Larven-Form bei den verschiedensten Thierstämmen wiederkehrt, ist meiner Ansicht nach nicht hoch genug anzuschlagen, und legt deutliches Zeugniss für die einstige gemeinsame Abstammung Aller von der Gastraea ab.“ (S. 345.)

63. (S. 162.) Die einaxige oder monaxonie Grundform der palingenetischen Gastrula ist wegen der beiden differenten Pole der Axe genauer als ungleichpolige oder allopole Monaxon-Form zu bezeichnen (stereometrische Grundform: Kegel; Conoidform). Vergl. meine Promorphologie (Gen. Morph., Bd. I, S. 426).

64. (S. 163.) Urdarm und Urmund. Meine Unterscheidung von Urdarm und Urmund (*Progaster* und *Prostoma*), im Gegensatze zu dem späteren, bleibenden Darm und Mund (*Metagaster* und *Metastoma*) ist mehrfach angegriffen worden; sie ist aber ganz ebenso berechtigt, wie die Unterscheidung von Urnieren und bleibenden Nieren. Der Urdarm bildet nur einen Theil des Dauerdarms, und der Urmund wird bei den höheren Thieren nicht zum Dauermund. (Vergl. S. 317, 731.)

65. (S. 163.) Zahl und Werth der Keimblätter. Vergl. die VII. und VIII. Tabelle S. 244, 245.

66. (S. 184.) Gastrulation der Amphibien. Vergl. die S. 182 und 218 citirten Schriften von Hertwig, Rabl, Goette, Remak etc.

67. (S. 186.) Die Färbung der Amphibien-Eier ist durch Anhäufung von dunklem Farbstoff am animalen Eipole bedingt. In Folge dessen erscheinen die animalen Zellen des Exoderms hier dunkler als die vegetativen Zellen des Entoderms. Bei den meisten Thieren ist das Umgekehrte der Fall, indem das Protoplasma der Entoderm-Zellen gewöhnlich trüber und grobkörniger ist.

68. (S. 189). Amphigastrula der Amphibien. Vergl. Robert Remak, Ueber die Entwickelung der Batrachier, S. 126; Taf. XII, Fig. 3—7. Stricker, Handbuch der Gewebelehre, Bd. II, S. 1195—1202, Fig. 399—402. Goette, Entwickelungsgeschichte der Unke, S. 145; Taf. II, Fig. 32—35. Hertwig, Das mittlere Keimblatt der Amphibien, S. 8, Taf. II.

69. (S. 212.) Epigastrula der Säugethiere. Edouard Van Beneden, La maturation de l' oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d' après des recherches faites chez le lapin. 1875. Chiroptères, 1880. Archive de Biologie, Vol. I et IV. Selenka, Studien über Entwickelungsge-

schichte der Säugethiere, 1883—1887. Carl Rabl, 1888. Morphol. Jahrb. Bd. XV, S. 140, 165.

70. (S. 193.) Scheiben-Gastrula der Knochenfische. Van Bambeke, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Bruxelles 1875. Kingsley and Conn, 1883. Embryology of the Teleosts. A. Agassiz and C. O. Whitman, 1885. The development of osseous fishes. M' Intosh, 1890. Development and life histories of fishes.

71. (S. 196.) Dotterzellen im Nahrungsdotter. Die zellenähnlichen Formbestandtheile, welche sich im Nahrungsdotter der Vögel und Reptilien, wie der meisten Fische, in grosser Anzahl und Formen-Mannichfaltigkeit vorfinden, sind nichts weniger als echte Zellen, wie His u. A. behauptet haben. Die echten Zellen, welche sich nach der Furchung im Nahrungsdotter jener meroblastischen Thiere finden, sind eingewanderte Furchungszellen (Merocyten, Fig. 384, S. 761).

72. (S. 199). Eizelle der Vögel. Trotz des colossalen Nahrungsdotters behält das Nach-Ei der Vögel und Reptilien den Formwerth einer einzigen Zelle. Freilich tritt aber das winzige active Protoplasma der Narbe hier dem Volumen nach ganz zurück gegen die ungeheure Masse der gelben Dotterkugel. Diese Vogel-Eier sind die absolut grössten Zellen des Thierkörpers. Vergl. Edouard Van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870. Hubert Ludwig, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.

73. (S. 202.) Morula der Vögel. Die Blastomeren der meisten discoblastischen Thiere beginnen schon frühzeitig im Verlaufe der Gastrulation sich zu differenziren.

74. (S. 205). Scheiben-Gastrula der Reptilien. Vergl. K. F. Wenckebach, Der Gastrulations-Process bei Lacerta agilis. Anat. Anz. 1891, Nr. 2. (Mit trefflichen allgemeinen Bemerkungen.)

75. (S. 216.) Blasen-Gastrula der Gliederthiere. Ueber die Zurückführung aller Gastrulations-Formen (— auch der sogenannten „Delamination" —) auf die ursprüngliche, palingenetische Form vergl. namentlich die klare kritische Darstellung von Arnold Lang, Lehrb. der vergl. Anatomie, 1888, Heft I, S. 115—131.

76. (S. 222.) Geschichte der Blättertheorie. Vergl. das VII. Capitel in Hertwig's Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, S. 124—137.

77. (S. 177.) Die vier Hauptformen der Gastrulation, welche auf Taf. II und III, sowie in der III. und IV. Tabelle (S. 178, 179) schematisch geschieden erscheinen, sind natürlich durch vermittelnde Zwischenformen mehrfach verbunden.

78. (S. 178.). Die Gastrulation der verschiedenen Thierklassen ist noch lange nicht genug untersucht, um die Verbreitung ihrer verschiedenen Formen in den einzelnen Klassen vollständig übersehen zu können. Doch ist schon jetzt so viel klar, dass

die primordiale Gastrulation vorzugsweise bei den niedersten Formen aller Stämme sich findet.

79. (S. 179.) Die ersten Keimungsstufen. Vergl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 1890.

80. (S. 180). Der Rhythmus der Eifurchung ist keineswegs allgemein so regelmässig, wie es nach den vier ersten Beispielen der fünften Tabelle scheinen könnte. Vielmehr finden sich überall vielfache Abweichungen.

81. (S. 250.) Typen und Phylen. Nach der früheren „Typen-Theorie" sind die Typen des Thierreichs parallele und völlig selbstständige, nach meiner „Gastraea-Theorie" hingegen divergirende und an der Wurzel zusammenhängende Stämme.

82. (S. 251.) Zwölf Stämme des Thierreichs. Vergl. die VIII. Aufl. meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte, XVIII. und XX. Vortrag, S. 453 und 508.

83. (S. 251.) Die Einzelligkeit der Protozoen verbietet jeden morphologischen Vergleich mit Metazoen. Vergl. meinen Aufsatz: Zur Morphologie der Infusorien. Jena. Zeitschr. für Naturw. 1873, Bd. VII, S. 516—568.

84. (S. 257.) Axen der Wirbelthier-Grundform. Vergl. meine Promorphologie oder Grundformenlehre (Stereometrie der Organismen). Gen. Morph. Bd. I, S. 374—574. Einpaarige Grundformen (*Dipleura*). S. 519. „Bilateral-symmetrische" Formen in der vierten Bedeutung dieses Wortes!

85. (S. 254, 256.) Das Urbild des Wirbelthieres, wie es Fig. 95—99 vorführen, ist ein hypothetisches Schema oder Diagramm, welches zwar vorzugsweise nach dem Grundriss des Amphioxus construirt ist, wobei jedoch auch die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Ascidien und Appendicularien einerseits, der Cyclostomen und Selachier anderseits berücksichtigt sind. Dieses Schema soll nichts weniger als ein „exactes Abbild" sein, sondern lediglich ein Anhalt zur hypothetischen Reconstruction der unbekannten, längst ausgestorbenen Vertebraten-Stammform, ein idealer „Architypus"!

86. (S. 259.) Sinnesorgane der Urwirbelthiere. Ueber die Sensillen der Provertebraten lassen sich nur sehr unsichere Vermuthungen aufstellen, da diese Organe in höherem Maasse als alle anderen der Anpassung unterworfen, und auch bei den Ascidien, wie beim Amphioxus, vermuthlich stark zurückgebildet sind. Wahrscheinlich hatten die ältesten Chordathiere von den Helminthen bereits ein paar Augen und ein paar Gehörbläschen geerbt.

87. (S. 259.) Scheitelauge, unpaares Pineal-Auge der Epiphysis. Spencer, 1886. The pineal eye in Lacertilia. Franz Leydig, 1889. Das Parietal-Auge. Biolog. Centralbl.

88. (S. 259.) Die Perichorda (die echte „äussere Chordascheide“) ist nicht zu verwechseln mit dem Chordolemma (der cuticularen „inneren Chordascheide“). Vergl. S. 701.

89. (S. 266.) Die segmentalen Gonaden der Acranier (als ursprüngliche Hyposomiten-Taschen) sind phylogenetisch von hoher Bedeutung (vergl. S. 797 und 826).

90. (S. 267.) Die Chordula, als eine der wichtigsten palingenetischen Keimformen der Wirbelthiere, ist entscheidend für ihre Abstammung von ungegliederten Prochordoniern.

91. (S. 271—276.) Die flache Keimscheibe der Vögel, welche noch heute in den Anschauungen vieler Embryologen den ersten Ausgangspunkt der Embryobildung darstellt, und auf welche man alle übrigen Keimformen bezogen hat, ist gerade umgekehrt eine späte und sehr modificirte Keimform, entstanden durch allmähliche Ausbreitung der Gastrula auf dem mächtig wachsenden Nahrungsdotter.

92. (S. 279.) Ort der Befruchtung. Beim Menschen, wie bei den übrigen Säugethieren, erfolgt wahrscheinlich die Befruchtung der Eier gewöhnlich im Eileiter; hier begegnen sich die Eier, welche bei dem Platzen der Graaf'schen Follikel aus dem weiblichen Eierstock ausgetreten und in die innere Mündung des Eileiters eingetreten sind, und die beweglichen Spermazellen des männlichen Samens, welche bei der Begattung in den Uterus eingedrungen und von hier in die äussere Mündung des Eileiters eingewandert sind. Selten erfolgt die Befruchtung schon aussen auf dem Eierstock, oder erst innen im Fruchtbehälter.

93. (S. 280.) Die Häutung der Epigastrula bei den Säugethieren, der Ersatz des hinfälligen primären durch das bleibende secundäre Ectoderm, hat viele Analogien in der Ontogenese niederer Thiere, ist aber die Quelle arger Verwirrung geworden.

94. (S. 285.) Der Keimschild (*Embryaspis*) ist anfangs bei den Amnioten bloss „Rückenschild“ (*Notaspis*); wenn später das Frontal-Septum zwischen Episoma und Hyposoma sich ausbildet, erscheint der Rückenschild als „Stammzone“ gegenüber dem Bauchleibe („Parietalzone“ und Dottersack).

95. (S. 244.) Leibeswand und Darmwand (*Somatopleura* und *Splanchnopleura*). Der morphologische Gegensatz zwischen Leibeswand und Darmwand ist uralt und lässt sich bis auf die einfachen primären Keimblätter der Gastraea zurückführen.

96. (S. 289 und 357.) Palingenetische und cenogenetische Keimung. Die frühere Keimesgeschichte der Wirbelthiere konnte desshalb zu keinem klaren Verständniss der embryologischen Processe gelangen, weil die meisten Autoren von den höheren Wirbelthieren (meistens vom Hühnchen) ausgingen und deren Entstehungsweise als die ursprüngliche und maassgebende auffassten. Erst seitdem wir durch die Keimesgeschichte des Amphioxus die palingenetische, wirklich ursprüngliche Keimungsform des

Vertebraten-Organismus kennen gelernt haben, sind wir durch die vergleichende Ontogenie in den Stand gesetzt worden, die cenogenetischen Keimungsformen der höheren Wirbelthiere richtig zu verstehen und phylogenetisch zu deuten.

97. (S. 321.) Die Schemata (oder Diagramme) auf Taf. IV und V sind möglichst einfach und abstract gewählt, um dadurch das beabsichtigte allgemeine Verständniss möglichst zu erleichtern.

98. (S. 327 und 351.) Wirbelthiere und Gliederthiere. Vergl. den XX. Vortrag, S. 504, 513.

99. (S. 206, 861). Victor Hensen, 1876. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens.

100. (S. 350, 352.) Die Aehnlichkeit der Amnioten-Keime ist vorzüglich desshalb so lehrreich, weil sie uns lehrt, wie durch verschiedenartige Entwickelung aus einer und derselben Gestalt die verschiedensten Gebilde hervorgehen können. Wie wir dies von den Keimformen thatsächlich sehen, so dürfen wir dasselbe für die Stammformen hypothetisch annehmen. Uebrigens ist jene Uebereinstimmung niemals wirkliche Identität, sondern stets nur höchste Aehnlichkeit. Wirklich identisch sind auch die Keime bei den verschiedenen Individuen einer Art nicht (vergl. hierüber mein apologetisches Schlusswort S. 860).

101. (S. 357.) Das Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Thierformen erleidet scheinbar zahlreiche Ausnahmen. Diese erklären sich aber vollständig durch die cenogenetische Anpassung des Keimes an besondere embryonale Existenz-Bedingungen. Wo die palingenetische Entwickelungsform des Keimes durch Vererbung getreu übertragen wird, da macht sich stets jenes Gesetz unmittelbar geltend.

102. (S. 357.) Jüngste Menschenkeime. Vergl. Alexander Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1859, Taf. XXV—XXXI. Ferner: Wilhelm His, Anatomie menschlicher Embryonen. 1880.

103. (S. 359.) Menschenkeime von drei Wochen (20 bis 21 Tagen) entsprechen hinsichtlich ihrer gesammten Organisation ungefähr der phylogenetischen Entwickelungsstufe der Cyclostomen (vergl. S. 531).

104. (S. 361). Menschen-Keime von vier Wochen (25 bis 30 Tagen) entsprechen hinsichtlich ihres Körperbaues im Allgemeinen der phylogenetischen Entwickelungsstufe der Selachier (vergl. S. 537).

105. (364.) Die Nase des Nasenaffen ist von derjenigen der übrigen Affen viel mehr verschieden, als von derjenigen des Menschen. Uebrigens zeigt schon die ausserordentliche Mannichfaltigkeit und Variabilität in der äusseren Nasenform des Menschen, wie gering der morphologische Werth dieses für die Physiognomik so bedeutungsvollen Organes ist.

106. (S. 376.) Cenogenetische Herzbildung der Amnioten (vergl. den XXVIII. Vortrag, S. 781).

107. (S. 382.) Der Nabelstrang (*Funiculus umbilicalis*) ist gleich der Placenta ein Organ, welches der Mensch ausschliesslich mit den Placentalthieren theilt. Vergl. den XXIII. Vortrag, S. 587—600, und Fig. 278, 279. Ueber den feineren Bau dieser Organe und über die speciellen Verhältnisse des embryonalen Blutkreislaufes vergl. die S. 354 angeführten Schriften.

108. (S. 357, 616.) Cenogenesis des Menschen. Indem wir die einzelnen Vorgänge und Abschnitte der menschlichen Keimesgeschichte phylogenetisch deuten und durch Beziehung auf entsprechende Processe und Stadien in der Stammesgeschichte unserer thierischen Vorfahren erklären, müssen wir stets im Sinne behalten, dass beim Menschen, wie bei allen höheren Thieren, der ursprüngliche palingenetische Gang der Keimung durch vielfache Anpassung an die mannichfaltigen Bedingungen des Embryolebens sehr stark cenogenetisch abgeändert, gefälscht und zusammengezogen ist. Je höher sich der Organismus entwickelt, desto mehr werden gerade die frühesten Stadien der Entwickelung abgekürzt.

109. (S. 616.) Die Abschnitte der menschlichen Stammesgeschichte, von denen hier nur die zehn wichtigsten Stufen übersichtlich zusammengestellt sind, werden durch die Fortschritte der vergleichenden Anatomie und Ontogenie in Zukunft eine viel reichere Gliederung erfahren.

110. (S. 617.) Die Abschnitte der menschlichen Keimesgeschichte, von denen hier mit Rücksicht auf ihre phylogenetische Bedeutung nur zehn Stufen aufgeführt sind, gestatten bei eingehender vergleichend-ontogenetischer Betrachtung eine viel reichere Gliederung. Bei gehöriger Berücksichtung der cenogenetischen Orts- und Zeit-Verschiebungen (S. 11, 12) sind dieselben auch sehr gut phylogenetisch zu deuten.

111. (S. 388.) Gesetz der abgekürzten Vererbung. Ueber dieses bedeutungsvolle Gesetz vergl. meine Generelle Morphologie, 1866, Bd. II, S. 184; Natürl. Schöpfg., VIII. Aufl., S. 191.

112. (S. 392.) Die Methoden der Phylogenie besitzen den gleichen logischen Werth wie die allgemein anerkannten Methoden der Geologie und dürfen daher ganz dieselbe wissenschaftliche Geltung beanspruchen. Vergl. die trefflichen Reden von Eduard Strasburger: Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen (1874); und von Arnold Lang: Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntniss (1887).

113. (S. 394 u. 396.) Die Arten der Gattung Amphioxus, soweit bis jetzt bekannt, unterscheiden sich hauptsächlich durch die Zahl der Metameren oder Körperglieder (Myotome):

I. *Amphioxus lanceolatus*, mit 60—62 Metameren; Europäische Küsten (Nordsee, Mittelmeer).

II. *Amphioxus belcheri*, mit 64—65 Metameren; Sunda-Archipel (Java, Borneo).

III. *Amphioxus bassanus*, mit 75—76 Metameren; Süd-Australien (Bass-Strasse); Tasmanien.

IV. *Amphioxus elongatus*, mit 79—80 Metameren; Westküste von Süd-Amerika (Peru).

V. *Amphioxus caribaeus*, mit 58—60 Metameren; Ostküste von Süd-Amerika (Brasilien und Antillen).

VI. *Amphioxus cultellus*, mit 50—52 Metameren; Ostküste von Australien (Moreton-Bai).

Die letztgenannte Art unterscheidet sich von den fünf übrigen Species nicht nur durch die geringere Zahl der Metameren, sondern auch durch gedrungene Gestalt, Mangel der Schwanzflosse, mediane Afterlage und vielleicht auch durch innere Eigenthümlichkeiten; sie ist daher von Peters zum Vertreter einer neuen Gattung erhoben worden: *Epigonichthys cultellus* (Monatsber. der Berl. Akademie, vom 12. Juni 1876). Vergl. auch Ray-Lankester, *Spolia maris*, 1889.

114. (S. 394.) Litteratur des Amphioxus vergl. S. 386 und S. 418; insbesondere Ray-Lankester, *Spolia maris*, 1889.

115. (S. 394.) Acranier und Cranioten. Die logische Scheidung der Wirbelthiere in Schädellose und Schädelthiere, wie ich sie zuerst 1866 in der Generellen Morphologie vorgeschlagen habe, erscheint mir für das phylogenetische Verständniss des Vertebraten-Stammes unentbehrlich. Trotzdem führen noch heute viele Lehrbücher Amphioxus unter den Fischen auf.

116. (S. 406.) Die Ontogenie der Myxinoiden, welche sehr wichtige Aufschlüsse verspricht, ist leider noch gänzlich unbekannt. — Carl Kupffer, 1890. Die Entwickelung von *Petromyzon Planeri*. (Archiv für mikrosk. Anat., 35. Bd.)

117. (S. 408.) Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Vol. II, Ascidies, 1816. P. J. Van Beneden, 1846. Recherches sur les Ascidies simples. Giard, Recherches sur les Synascidies. Archives de Zoologie experimentale. Tome I, 1872.

118. (S. 408.) Die Mantelhöhle („Peribranchial-Höhle") der Tunicaten und Acranier ist nur bis zu einem gewissen Grade homolog (vergl. S. 434 und 441); sie fehlt den reifen Copelaten (Fig. 230) ebenso wie den Larven des Lanzelot (Fig. 226).

119. (S. 408, 442, 766.) Der Mantel der Tunicaten ist in histologischer Beziehung (als „äussere Mesenchym-Hülle") ebenso merkwürdig als in chemischer Hinsicht. Vergl. S. 766.

120. (S. 433.) Die Metamerie des Amphioxus, die an seinem Muskelsystem erst nach dem Chordula-Stadium auftritt, beweist unzweifelhaft, dass die einfache Chorda der Wirbelthiere schon vor der Metameren-Bildung derselben existirte, mithin von den ungegliederten Prochordoniern geerbt ist.

121. (S. 444.) Die phylogenetische Bedeutung des Amphioxus kann nicht genug betont werden. Ohne die Kenntniss seiner Anatomie und Ontogenie würde uns der Ursprung der Wirbelthiere vollkommen räthselhaft und ihre Abstammung von Helminthen unglaublich erscheinen.

122. (S. 437.) Befruchtung der Ascidien (*Phallusia mammillata*). EDUARD STRASBURGER, Ueber Zellbildung und Zelltheilung, nebst Untersuchungen über Befruchtung. II. Aufl. Jena 1876, p. 306, Taf. VIII.

123. (S. 442.) C. KUPFFER, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren (Arch. für mikrosk. Anat. 1870, Bd. VI, S. 115--170). OSKAR HERTWIG, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Cellulose-Mantels der Tunicaten. RICHARD HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. Jenaische Zeitschrift für Naturw. 1873, Bd. VII.

124. (S. 436.) Metamorphose des Amphioxus. Vergl. die citirten Schriften auf S. 386 u. 418.

125. (S. 414.) Der ontogenetische Zellen-Stammbaum des Amphioxus gilt bezüglich der wichtigsten Verhältnisse für alle Wirbelthiere, und also auch für den Menschen; denn unter Allen hat Amphioxus die Palingenesis am getreuesten durch zähe Vererbung bis heute bewahrt.

126. (S. 449.) MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie comparée. Vol. IX.

127. (S. 472.) Erkenntniss-Theorie. HERBERT SPENCER, System der synthetischen Philosophie, übersetzt von B. VETTER.

128. (S. 460.) BERNHARD COTTA (Geologie der Gegenwart, 1866, IV. Aufl. 1874) und CARL ZITTEL (Aus der Urzeit, München 1875, II. Aufl.) geben vortreffliche Bemerkungen über die Zeitrechnung und den Verlauf der organischen Erdgeschichte.

129. (S. 463.) AUGUST SCHLEICHER, Die Darwin'sche Theorie und die Sprachwissenschaft. Weimar 1863. II. Aufl. 1873.

130. (S. 466.) Die meisten polyphyletischen Hypothesen erscheinen auf den ersten Blick einfacher und leichter, als die monophyletischen, bieten aber immer mehr Schwierigkeiten, je mehr man darüber nachdenkt.

131. (S. 466.) Die Physiologen, welche eine experimentelle Bestätigung der Descendenz-Theorie verlangen, beweisen damit nur ihre bedauerliche Unwissenheit in den betreffenden morphologischen und historischen Wissens-Gebieten.

132. (S. 470). Urzeugung. Gen. Morphologie, Bd. I. S. 167—190. Die Moneren und die Urzeugung: Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. 1871, Bd. VI, S. 37—42. Ferner: NAEGELI, a. a. O.

133. (S. 472.) Organismen und Anorgane. Generelle Morphologie, Bd. I, S. 109—190; Natürl. Schöpf. XV. Vortrag.

134. (S. 476.) Induction und Deduction in der Anthropogenie. Gen. Morphol. Bd. I, S. 79—88; Bd. II, S. 427; Natürl. Schöpfungsg. VIII. Aufl. S. 76, 780.

135. (S. 480.) Thier-Ahnen des Menschen. Die Zahl der Arten (oder genauer Formstufen, welche man als „*Species*" zu unterscheiden pflegt) wird in der Ahnen-Reihe des Menschen (im

Laufe von Jahr-Millionen!) vermuthlich Tausende betragen haben; die Zahl der Gattungen („*Genera*") Hunderte.

136. (S. 483.) Plastidule nennen wir die activen Plasson-Moleküle. Vergl. meine Schrift über die „Perigenesis der Plastidule oder Wellenzeugung der Lebenstheilchen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung der elementaren Entwickelungs-Vorgänge." Berlin 1876. (Ges. Populäre Vortr., II. Heft, 1879.)

137. (S. 494.) Die Hohlkugel-Organismen (*Blastaeaden*) können ebenso im Pflanzenreiche wie im Thierreiche als vermittelnde Uebergangsformen von den einzelligen Protisten zu den gewebebildenden Histonen angesehen werden.

138. (S. 485.) Die philosophische Bedeutung der Moneren für die Klärung der dunkelsten biologischen Fragen kann nicht genug hervorgehoben werden. Monographie der Moneren, Jenaische Zeitschr. für Naturwiss., Bd. IV, 1868, S. 64.

139. (S. 487.) Das philosophische Verständniss vom wahren Wesen und der historischen Bedeutung der Eizelle kann nur durch phylogenetische Beurtheilung derselben gewonnen werden.

140. (S. 489.) Polycyttarien (Coenobien von Spumellarien). Vergl. meine Monographie der Radiolarien, 4 Theile (1862—1887).

141. (S. 492.) Die Catallacten, eine neue Protisten-Gruppe (*Magosphaera planula*). Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VI, 1871.

142. (S. 496.) Haliphysema und Gastrophysema, Gastraeaden der Gegenwart. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss., 1876, Bd. XI, S. 1, Taf. I—VI. Vergl. meinen „Report on the Deep-Sea-Keratosa of H. M. S. Challenger" (London 1889); p. 26, 88, Pl. VIII.

143. (S. 498, 794.) Zwitterbildung und Geschlechtstrennung. Ueber die Beziehungen und Modificationen der verschiedenen Formen von *Hermaphroditismus* und *Gonochorismus* vergl. Gener. Morphol., Bd. II, S. 58—71.

144. (S. 512.) Histonagen-Stamm. Die provisorische Vereinigung der *Blastaeaden* und *Gastraeaden* in der Gruppe der „Stammthiere" soll hier nur auf ihre hohe Bedeutung als älteste Stammformen aller Metazoen hinweisen (Ahnen der Histonen).

145. (S. 517.) Helminthen-Stamm. Die hier versuchte Beschränkung des vielgestaltigen „Würmer-Kreises" ermöglicht eine bestimmte Definition und phylogenetische Ordnung desselben.

146. (S. 534.) Archicranier und Cyclostomen. Obwohl die heutigen Rundmäuler in vielen Beziehungen rückgebildet und durch ihre Lebensweise verkümmert erscheinen, sind sie doch die einzigen lebenden Cranioten, die uns eine annähernde Vorstellung von der Organisation der ausgestorbenen „Urschädelthiere", der hypothetischen *Archicranier*, zu geben vermögen.

147. (S. 534.) Metamorphose der Lampreten. Dass die blinden *Ammocoetes* sich in *Petromyzon* verwandeln, wusste schon vor zweihundert Jahren (1666) der Strassburger Fischer Leonhard

Baldner; doch blieben dessen Beobachtungen unbekannt, und erst im Jahre 1854 wurde diese Verwandlung von August Müller wieder entdeckt (Archiv für Anat., 1856, S. 325). Vergl. Siebold, Die Süsswasserfische von Mittel-Europa, 1863.

148. (S. 540.) Die Selachier als Urfische. Die alten Streitigkeiten über die systematische Stellung und Verwandtschaft der Selachier hat erst Gegenbaur in der Einleitung zu seinem classischen Werke über „das Kopfskelet der Selachier“ entscheidend aufgeklärt.

149. (S. 547.) Gerard Krefft, Beschreibung eines gigantischen Amphibiums etc.; und Albert Günther, Ceratodus und seine Stelle im System. Archiv für Naturgeschichte, 37. Jahrgang, 1871, Bd. I, S. 321 etc. Ferner: Philosophical Transactions, 1871, Part. II, p. 511 etc. Die Ontogenie ist noch ganz unbekannt.

150. (S. 559.) Die Metamorphose der Amphibien dauert bei den verschiedenen Frosch-Arten und Kröten-Arten sehr verschiedene Zeit und bildet zusammen eine vollständige phylogenetische Reihe von der ursprünglichen, ganz vollkommenen, bis zu der späteren, ganz abgekürzten Vererbung der Verwandlung.

151. (S. 560.) „Der Erdmolch (*Salamandra maculata*) drängt durch seine gesammten histologischen Verhältnisse die Vermuthung auf, dass er einer anderen Lebensepoche der Erde angehört, als der ihm äusserlich so ähnliche Wassermolch (*Triton*).“ Robert Remak (Entwickelung der Wirbelthiere, S. 117).

152. (S. 561.) Siredon und Amblystoma. Ueber die phylogenetische Deutung, welche der vielbesprochenen Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma zu geben ist, sind neuerdings sehr verschiedene Ansichten geäussert worden. Vergl. darüber namentlich August Weismann in der Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. XXV, Supplem. p. 297—334.

153. (S. 561.) Der Laubfrosch von Martinique (*Hylodes martinicensis*) verliert die Kiemen am 7., den Schwanz und den Dottersack am 8. Tage des Eilebens. Am 9. oder 10. Tage nach der Befruchtung schlüpft der fertige Frosch aus dem Ei. Bavay, Sur l'Hylodes martinicensis et ses métamorphoses. Journ. de Zool. par Gervais, Vol. II, 1873, p. 13.

154. (S. 563.) „Homo diluvii testis“ = *Andrias Scheuchzeri*: „Betrübtes Beingerüst von einem alten Sünder; Erweiche, Stein, das Herz der neuen Bosheits-Kinder.“ (Vom Diaconus Miller.) Quenstedt, Sonst und Jetzt, 1856 (S. 239).

155. (S. 563.) Die Amnionbildung der drei höheren Wirbelthier-Klassen, welche allen niederen Wirbelthieren fehlt, hat gar keinen Zusammenhang mit der ähnlichen, aber selbstständig erworbenen (analogen, aber nicht homologen!) Amnionbildung der höheren Gliederthiere.

156. (S. 555.) Carl Gegenbaur, 1888. Ueber Polydactylie Morphol. Jahrb., XIV. Bd., S. 394.

157. (S. 573.) Gustav Tornier, 1888. Die Phylogenese des terminalen Segmentes der Säugethier-Hintergliedmaassen. Morphol. Jahrb., XIV. Bd.

158. (S. 583.) Die Didelphien-Ahnen des Menschen können äusserlich von allen uns bekannten Beutelthieren sehr verschieden gewesen sein, werden aber die wesentlichen inneren Eigenthümlichkeiten aller Marsupialien besessen haben.

159. (S. 595.) Georg Ruge, 1886. Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb., XI. Bd.

160. (S. 598.) Decidua. Vergl. O. Hertwig, Die menschlichen Eihüllen, XIII. Cap. des Lehrb. der Entwickelungsgeschichte, III. Aufl., S. 204—233.

161. (S. 604.) Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 1873, S. 382. Früher theilte Huxley die „Primaten" in „sieben Familien von ungefähr gleichem systematischen Werthe" (in den „Zeugnissen etc.", S. 119).

162. (S. 611.) Darwin, Die geschlechtliche Zuchtwahl der Affen und Menschen; Abstammung des Menschen, Bd. II, S. 210—355.

163 (S. 612.) Menschenähnliche Schlankaffen. Unter allen Affen zeichnen sich einige Schlankaffen (*Semnopithecus*) durch besondere Menschenähnlichkeit in der Form der Nase und der Frisur (sowohl des Kopfhaares als des Barthaares) aus. Darwin, Abstammung des Menschen, Bd. I, S. 335; Bd. II, S. 172.

164. (S. 615.) Friedrich Müller, Allgemeine Ethnographie, Wien 1873. Grundriss der Sprachwissenschaft, 1876.

165. (S. 615.) Die Migrations-Tafel (XX) in der „Natürl. Schöpfungsgeschichte" beansprucht bloss den Werth eines ersten Versuches, einer hypothetischen Skizze, wie ich ausdrücklich daselbst gesagt habe und wiederholten Angriffen gegenüber nochmals hier hervorheben muss.

166. (S. 631.) Die Cutisplatte ist das Connectiv-Organ, in welchem sich das Hautskelet der Wirbelthiere bildet (vergl. den XXVI. Vortrag und Note 188).

167. (S. 632.) Milchdrüsen. Huss, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüsen; und Gegenbaur, Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1873, Bd. VII, S. 176, 204.

168. (S. 636.) Ueber die Behaarung der Menschen und Affen vergl. Darwin, Abstammung des Menschen, Bd. I, S. 20, 167, 180; Bd. II, S. 280, 298, 335 etc.

169. (S. 637.) Emil Huschke, 1858. Schädel, Hirn und Seele.

170. (S. 638.) Paul Carus, 1891. The soul of man. An investigation of the facts of physiological und experimental psychology.

171. (S. 669.) Gustav Schwalbe, 1882. Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen.

172. (S. 679.) Die Analogien in der Keimung der höheren Sinnesorgane sind schon von der älteren Naturphilosophie richtig erfasst worden. Die ersten genaueren Angaben über die sehr schwierige Keimesgeschichte der Sinnesorgane, und namentlich des Auges und Ohres, machte (1830) Emil Huschke in Jena (Isis, Meckel's Archiv etc.).

173. (S. 683.) „Das Gehörorgan der Wirbelthiere" von Gustav Retzius (1881—1884) enthält die besten und ausführlichsten Darstellungen.

174. (S. 686.) Johannes Rathke, Ueber den Kiemen-Apparat und das Zungenbein, 1832. Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier, 1872. (Note 180.)

175. (S. 688.) Ueber die rudimentäre Ohrmuschel des Menschen vergl. Darwin, Abstammung des Menschen, Bd. I, S. 17—19; und Gustav Schwalbe, Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anatom. Anzeiger, 1889, Nr. 6.

176. (S. 693.) Die vergleichende Anatomie zeigt ihren hohen morphologischen Werth kaum anderswo so handgreiflich, als am Skelet der Wirbelthiere; sie leistet für die Phylogenie hier oft viel mehr als die Ontogenie. (Vergl. Taf. XVII—XIX.)

177. (S. 698.) Der Schwanz des Menschen ist in Bezug auf Grösse und Ausbildung sehr variabel, gleich allen anderen rudimentären Organen. In seltenen Fällen bleibt derselbe als freie Hervorragung zeitlebens bestehen; gewöhnlich verwächst er schon frühzeitig, ebenso wie bei den anthropoiden Affen.

178. (S. 699.) Ueber die Wirbelzahlen der verschiedensten Säugethiere vergl. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée, II. èdit., Tome I, 1835, p. 177; und Emil Rosenberg, Morphol. Jahrb., Bd. I, 1876, p. 83, 160.

179. (S. 705.) Ueber die ältere Schädel-Theorie von Goethe und Oken vergl. Virchow, Goethe als Naturforscher, 1861, S. 103.

180. (S. 706.) Carl Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopf-Skelets der Wirbelthiere, 1872.

181. (S. 712.) Carl Gegenbaur, Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VII, 1873, S. 131. Während Gegenbaur die paarigen Flossen aus zwei Paar hinteren abgelösten Kiemenbogen ableitet, sollen dieselben nach Balfour u. A. aus Segmenten von einem Paar ursprünglich continuirlicher Seitenflossen (lateraler Hautfalten) entstanden sein.

182. (S. 713.) Carl Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1. Heft: Ueber Carpus und Tarsus (1864). 2. Heft: Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische (1866).

183. (S. 714.) Charles Martins, Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les mammifères. Mémoires de l'Acad. de Montpellier, Vol. III, 1857.

184. (S. 716.) Verknöcherung. Nicht alle Knochen des menschlichen Körpers sind knorpelig vorgebildet. Vergl. Gegenbaur, Ueber primäre und secundäre Knochenbildung, mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordial-Cranium. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1867. Bd. III, S. 54.

185. (S. 711 und 713.) Die fünfzehige Gliedmaasse der vier höheren Wirbelthier-Klassen wird jetzt so gedeutet, dass der ursprüngliche Flossenstab durch die äussere (ulnare oder fibulare) Seite geht und in der fünften Zehe endet. Früher nahm man an, dass er durch die innere (radiale oder tibiale) Seite gehe und in der ersten Zehe ende, wie es Fig. 357, S. 711, darstellt. Vergl. S. 713.

186. (S. 338, 717.) Julius Kollmann, 1891. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. für Anat. u. Physiol.

187. (S. 730.) Die Darmbildung der Wirbelthiere erfordert zu ihrem Verständniss vor Allem die Stammesgeschichte ihres Nahrungsdotters. Vergl. oben S. 270—287 und Carl Rabl (l. c.).

188. (S. 739.) Hautskelet der Wirbelthiere. Ueber die Homologie der Schuppen und Zähne vergl. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anat., 1878, S. 446 und 575; ferner Oscar Hertwig, Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1874, Bd. VIII. Ueber den wichtigen Unterschied von Homologie (morphologischer Vergleichung) und Analogie (physiologischer Vergleichung) siehe Gegenbaur, l. c. S. 66; ferner meine Gen. Morphol. (Bd. I, S. 313).

189. (S. 743.) Wilhelm Müller, Ueber die Hypobranchial-Rinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1873, Bd. VII, S. 327.

190. (S. 777.) Die Keimesgeschichte des menschlichen Herzens wiederholt im Wesentlichen getreu dessen Stammesgeschichte. Jedoch ist diese palingenetische Wiederholung im Einzelnen vielfach beschränkt und verwischt durch cenogenetische Abänderungen des ursprünglichen Entwickelungsganges, theils Zeit-, theils Ort-Verschiebungen.

191. (S. 778.) Terminologie von His. Die zahlreichen neuen Kunst-Ausdrücke, welche Wilhelm His in die Embryologie eingeführt hat, zeichnen sich zum grössten Theile dadurch aus, dass sie nichtssagend und ohne morphologische Beziehungen gewählt sind, (im Gegensatze zu den trefflichen Benennungen der älteren Embryologen, Baer, Remak u. s. w.). Gerade desshalb haben sie den Beifall vieler „exacter“ Embryographen gefunden, welche das Aufsuchen von „Beziehungen“ als speculative Befleckung verabscheuen.

192. (S. 845.) Mary Olmstead Stanton, Physiognomy. (Natural Divisions of the Human Face.) San Francisco 1881.

193. (S. 857.) Dr. E. Mandel, Professor Haeckel's Natürliche Entstehung des Menschen (Anthropogenie) kritisch beleuchtet. Ein

Beitrag zur Kenntniss des Christenthums gegen die moderne materialistische Weltanschauung. Regensburg 1883.

194. (S. 784.) Das histologische System, dessen Grundzüge die 47. Tabelle zeigt, ist weiter ausgeführt in meinem Aufsatze über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe“ (Jena 1884).

195. (S. 793.) Erotischer Chemotropismus. Die sinnliche (wahrscheinlich dem Geruche verwandte) Empfindung der beiden copulirenden Germinalzellen, welche ihre gegenseitige Anziehung bewirkt, ist eine noch wenig untersuchte, aber hochinteressante chemische Function der Zellseele (vergl. S. 147).

196. (S. 858.) Klerikale Polemik. Als ein Beispiel der Angriffe, welche die klerikale Presse, nach dem von His vor 16 Jahren aufgestellten Muster, fortdauernd gegen die Anthropogenie richtet, citire ich hier Nr. 109 des „Amtsblattes“ vom Saulgau, „Der Oberländer“ (vom 19. Juli 1890): „Ernst Haeckel in Jena hat sich sogar nicht gescheut, zu Betrug und Fälschung zu greifen. Die Fälschung wurde aber nachgewiesen und er konnte nicht leugnen“. — Von meinen Entgegnungen auf diese angeblichen „Nachweise“ sagt das fromme Blatt natürlich kein Wort, ebenso wenig als die römische „Germania“ und andere ultramontane Blätter, welche jene Verläumdungen nachdrucken. Vergl. Giordano Bruno, 1889.

197. (S. 837.) Vererbung von Anpassmalen. Vergl. ausser dem citirten Werk von Theodor Eimer (1888) namentlich Lester F. Ward, Neo-Darwinism and Neo-Lamarckism (Annual Address of the President of the Biological Society of Washington, Januar 1891); und The Transmission of Culture (Forum, May 1891). Die Anpassmale (*Adaptate*), ursprünglich durch Anpassung an die individuellen Lebensverhältnisse erworben, werden durch Vererbung im Laufe der Generationen wiederum zu Erbstücken (*Heredaten*).

198. (S. 836, 859.) Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora, Jena 1890. In dieser Schrift habe ich, ohne irgend einen persönlichen Angriff zu begehen, die unglaublich verkehrten und sinnlosen Untersuchungen kritisch beleuchtet, welche Geheimrath Hensen in Kiel mit Aufwand ungeheurer Mittel und Arbeitskräfte zur quantitativen Bestimmung des organischen Lebens im Meere, zu einer „exacten“ oceanischen Populations-Statistik angestellt hat. Die Antwort auf diese Kritik hat Victor Hensen kürzlich in der oben (S. 859) citirten Broschüre gegeben: „Die Plankton-Expedition und Haeckel's Darwinismus. Ueber einige Aufgaben und Ziele der beschreibenden (!) Naturwissenschaften“ (Kiel 1891). Kein einziger der zahlreichen Einwände, welche ich gegen Hensen's Theorien und Methoden erhoben hatte, wird in dieser Gegenschrift widerlegt; die meisten werden überhaupt nicht berührt. Dagegen ergeht sich derselbe ausführlich in Angriffen gegen die Descendenz-Theorie und das biogenetische Grundgesetz, die für seine Auffassung derselben höchst charakteristisch und lesenswerth sind. Dabei fehlt es nicht an starken persönlichen Angriffen und Schmähungen,

die mir ebenso gleichgültig sind, wie diejenigen seines Collegen Carl Brandt. Der unparteiische Leser, der beide Schriften vergleicht, wird leicht sein Urtheil sich bilden können. Ein unbefangener Kritiker sagt darüber: „Haeckel's Kritik der Plankton-Fahrt mag scharf gewesen sein und einige Missverständnisse enthalten haben; aber persönliche Schmähungen, Verdächtigungen und Ungezogenheiten, wie die Antwort, enthielt sie nicht. Jede aus öffentlichen Mitteln bestrittene Untersuchung muss sich der öffentlichen Kritik stellen, und wenn eine ausschliesslich gegen die Ziele und Methoden gerichtete Kritik hinterher mit persönlichen Verdächtigungen und Unhöflichkeiten erwidert wird, so weiss jeder anständige Mann, auf welche Seite er sich zu stellen hat.“ (Tägliche Rundschau, Nr. 129, Berlin, 6. Juni 1891).

199. (S. 852.) Anthropogenie und Pantheismus. Wenn ich hier, wie an anderen Orten, den Pantheismus als die natürliche Religionsform unserer einheitlichen oder monistischen Weltanschauung bezeichne, so verstehe ich darunter jene Glaubensform, welche mit den höchsten Ergebnissen der Wissenschaft in vollem harmonischem Einklang, nicht in feindlichem Widerspruch steht. Wie verschieden auch dieser pantheistische Glaube in den Bekenntnissen eines Spinoza und Giordano Bruno, eines Lessing und Goethe sich scheinbar gestaltet, sein Grundgedanke bleibt immer derselbe, die untrennbare Einheit von Gott und Natur. Dass diesem Pantheismus — oder der „Naturreligion des Monismus“ — die Herrschaft in den Kreisen der denkenden, gebildeten Menschheit künftig zufällt, ist für mich unzweifelhaft; ebenso unzweifelhaft wie die Ueberzeugung, dass dadurch die Sittenlehre und das Sittenleben der Menschheit (— der werthvolle praktische Kern der wahren Religion —) auf eine höhere Stufe der Vollendung sich erheben wird. (Vergl. hierüber namentlich die trefflichen ethischen Schriften von B. von Carneri: Sittlichkeit und Darwinismus. Der Mensch als Selbstzweck. Entwickelung und Glückseligkeit. Der moderne Mensch. 1871 — 1890.) Wenn viele Gegner der Anthropogenie behaupten, dass dadurch die Religion angegriffen und untergraben werde, so gilt das nicht von der wahren, auf Naturerkenntniss gestützten Religion, sondern von jenem falschen und unsittlichen Fetischismus, der gegenwärtig noch in den meisten Cultur-Ländern herrscht. Dass leider auch unser deutsches Vaterland — die Wiege der Reformation! — noch ganz im Banne des Mittelalters befangen ist, zeigt augenblicklich wieder die schmachvolle Ausstellung des „heiligen Rockes“ in Trier. Kritiker, welche diesen grossartigen öffentlichen Betrug als solchen beleuchten, werden wegen „Religions-Schmähung“ bestraft — „von Rechtswegen“!

200. (S. 15, 851.) Anthropogenie und Philosophie. Ueber die Bedeutung des Monismus als derjenigen Form der Philosophie, die allein mit den Ergebnissen des Transformismus harmonirt, vergl. meine Generelle Morphologie, 1866, Erstes Buch.

Register.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. - 890